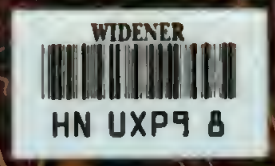
Phil
5651
2



Phil 5651.2

Harvard College Library

FROM THE

MARY OSGOOD LEGACY.

"To purchase such books as shall be most needed for the College Library, so as best to promote the objects of the College."

Received 18 June, 1892.

Gleichgewicht und Otolithenorgan.

Habilitationsschrift

zur

Erlangung der venia docendi

in der

medicinischen Facultät der Universität Jena

vorgelegt von

Max Verworn,
Doctor der Medicin und Philosophie.

Bonn,
Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi.
1891.

~~III.6868~~
v. Cil 5651.2

HARVARD COLLEGE
JUN 18 1892
LIBRARY.

Mary Osgood fund.

Digitized by Google

Gleichgewicht und Otolithenorgan.

Experimentelle Untersuchungen

von

Max Verworn,
Dr. med. et phil., Jena.

Mit 5 Holzschnitten.

I. Einleitung.

Im Jahre 1887 veröffentlichte Yves Delage eine Reihe ausgezeichneter Experimente über die physiologische Funktion der sog. „Otocysten" bei niederen Thieren[1]). Seine Versuche führte er speciell an Cephalopoden und Crustaceen aus.

Exstirpirte er einem Octopoden auf beiden Seiten die Otocysten, so benahm sich das Thier wie ein unverletztes Individuum, frass sogar die ihm gebotene Nahrung, aber es machte, wenigstens am ersten Tage, keine spontanen Bewegungen. Wurde es durch Reize zum Kriechen veranlasst, so waren seine Kriechbewegungen ebenfalls normal. Wenn es dagegen durch heftigere Reize zum Schwimmen gebracht wurde, so machte sich eine erhebliche Störung in der Lageorientirung bemerkbar, indem das Thier beim Schwimmen fortwährend von einer Seite auf die andere schwankte, sich in Schraubenwindungen um seine Axe drehte und Lagen einnahm, z. B. den Bauch nach oben, die im normalen Leben beim Schwimmen niemals vorkommen. Blendete Delage die Thiere noch obendrein, so schwammen sie ganz regellos ohne bestimmte Axenein-

1) Yves Delage: „Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice". In Arch. de zool. expériment. et générale. II Sér. Tome 5. 1887.

stellung im Wasser, obwohl die einzelnen Bewegnngen durchaus coordinirt blieben. Thiere, die nur geblendet, nicht der Otocysten beraubt waren, benahmen sich ganz wie unverletzte Thiere, nur bewegten sie sich etwas langsamer und vorsichtiger. Demnach kann kein Zweifel bestehen, dass die Otocysten dasjenige Organ sind, welches die Orientirung im Raum leitet, und dass die Augen dabei eine gewisse Correction ausüben.

Die gleichen Experimente wiederholte Delage an verschiedenen Crustaceenformen. Der Schizopode Mysis hat seine Otocysten im Schwanz. Wurden diese Otocysten exstirpirt und die Thiere geblendet, so hatten sie ihre Orientirnng im Raum beim Schwimmen vollständig verloren: „On observe alors qu'elles sont complètement désorientées. Elles tournent le plus souvent sur elles-mêmes autour de l'axe longitudinal du corps toujours dans le même sens pendant de longues heures. L'une d'elles, celle qui manifesta ce phénomène au plus haut degré, continua à tourner ainsi pendant trois jours avec une vitesse d'au moins cent vingt tours par minute sans changer de sens. Elle mangeait en tournant et ne paraissa d'ailleurs nullement malade.

D'autres tournent de préférence sur le côté en décrivant une courbe plane formée. D'autres enfin décrivent des hélices allongées. La plupart, bien qu'elles manifestent une préférence marquée pour une certaine forme de rotation, font parfois quelques tours d'une autre manière. Le sens de la rotation ne change que rarement et seulement à d'assez longs intervalles.

Toutes, lorsqu'elles sont accrochées à un objet solide restent immobiles, mais dès qu'elles ont lâché prise, elles se remettent en mouvement comme de petites marionettes."

Liess Delage die Augen unversehrt, so konnten die Thiere noch in normaler Weise schwimmen, corrigirten also ausgezeichnet mit den Augen, ebenso schwammen aber auch Thiere noch ganz normal, die nur geblendet waren, die Otocysten dagegen behalten hatten.

Ganz ähnlich war der Erfolg der Operation bei den Decapoden, besonders den Makrureu, z. B. Palaemon. Hier liegen die Otocysten am Basaltheil der inneren Antennen. Wurden die Thiere bloss ihrer Otocysten beraubt, so trat keine Störung in den Bewegungen ein. Eine Störung wurde dagegen beobachtet, wenn ausserdem noch die 6 Antennenfäden entfernt wurden. Alsdann traten Schwankungen beim Schwimmen von einer Seite

auf die andere ein: „dans la natation rapide, elles versent quelqnefois sur l'nn ou l'autre eôté ou tombent en avant sur le rostre.“ Wurden die der Otocysten beraubten Thiere geblendet, so traten zuerst nnregelmässige Rotationsbewegungen ein, aber nach kurzer Zeit kehrten die normalen Bewegnngen zurück, nur waren die Thiere sehr vorsichtig und tasteten mit den Füssen vor. Thiere, die geblendet, aber statt der inneren otolithentragenden nur der äusseren Antennen beraubt waren, blieben bei normaler Bewegung. Geblendet und bei Erhaltung der Otocysten aller Antennenfäden beraubt, zeigen sie keine „désorganisation locomotrice“. Dagegen waren Thiere denen sowohl Augen als auch Antennenfäden, wie auch Otolithen geraubt wurden, vollkommen desorientirt und machten völlig ungeordnete Rotationsbewegnngen beim Schwimmen. Im übrigen sind sie in ihrer Lebensfähigkeit durchaus nicht gestört. Delage hielt sie 42 Tage am Leben, bis sie durch einen Zufall alle gleichzeitig umkamen.

Es geht also auch aus den Versuchen an Crustaceen hervor, dass die Otocysten die Orientirung im Raume leiten, dass daneben aber noch Augen und Antennenfäden eine Correction ausüben können.

Behufs einer genaueren Kenntniss der Versuche von Delage muss ich auf die Arbeit selbst verweisen, jedenfalls aber war durch seine Versuche zum ersten Mal für gewisse Thiergruppen der experimentelle Nachweis geführt, dass die von den Zoologen bisher stets als Gehörorgane betrachteten Otocysten Organe sind, die dazu dienen, Abweichungen von der Gleichgewichtslage durch Uebertragung von Reizen auf das locomotorische System zu compensiren.

Die Arbeit von Delage wurde Veranlassnng, dass Engelmann[1]) einige Betrachtungen über die Function der Otolithen der Ctenophoren veröffentlichte, die er bereits mehrere Jahre vorher niedergeschrieben hatte. Er hält „den allgemein als Otolithen bezeichneten, am aboralen Pol des Ctenophorenkörpers gelegenen Kalkkörper für einen die Erhaltung des Körpergleichgewichts vermittelnden Apparat“, dessen Bedeutung einfach darin liegt, „dass er die Hauptaxe des Körpers unter allen Umständen

1) Th. W. Engelmann: „Ueber die Function der Otolithen“. In Zool. Anzeiger. 1887. Nr. 258.

mittels der Schwimmplättchen in der normalen senkrechten Lage zu erhalten strebt". Da vom Otolithenkörper an eine ununterbrochene Bewegungsübertragung bis zu den Schwimmplättchen hin stattfindet, so stellt sich Engelmann vor, dass bei Schiefstellung des Körpers zur senkrechten Lage entweder durch den auf der einen Seite verstärkten oder auf der gegenüberliegenden Seite verminderten Druck des Otolithen auf seine Aufhängefedern eine Steigerung respective eine Hemmung ihrer Bewegung bedingt wird, die sich bis auf die Schwimmplättchen fortpflanzt und so die Schwimmplättchen der einen Seite stärker oder die der gegenüberliegenden schwächer schlagen lässt, bis das Thier wieder in die senkrechte Lage zurückgekehrt wäre. „Man sieht sofort, dass auf diese Weise durch einen Reflexprocess elementarster Art eine höchst einfache und vollkommene Selbstregulirung des Gleichgewichts möglich sein muss, eine Regulirung, bei der weder bewusste Empfindung noch Wille mitzuspielen brauchten, sondern die durchaus maschinenmässig stattfinden könnte." Sollten sich diese Vermuthungen durch Experimente zu Thatsachen gestalten lassen, so glaubt Engelmann, dass den im Thierreiche so überaus weit verbreiteten Otolithenorganen allgemein die Function der Regulirung des Gleichgewichts zukommen dürfte.

Uebrigens war die Vermuthung, dass die Otolithen der wirbellosen Thiere Aequiliber-Function hätten, auch auf zoologischer Seite schon aufgetaucht. Herr Prof. F. E. Schulze äusserte dieselbe mir gegenüber bereits vor mehreren Jahren im Gespräch und zwar speciell bezüglich der Ctenophoren in derselben Weise wie Engelmann. Es waren solche Vermuthungen gerade an Ctenophoren besonders nahe gelegt durch die eingehenden Untersuchungen von Chun, die er in seiner ausgezeichneten Monographie der Ctenophoren des Golfes von Neapel[1]) veröffentlicht hat.

Da die Otolithenorgane in der Thierreihe zuerst bei den Coelenteraten auftreten, da man also hoffen darf, bezüglich der Function hier die ursprünglichsten und einfachsten Verhältnisse zu finden, so wählte ich zu meinen Versuchen die Ctenophoren und suchte experimentell zu ermitteln, ob die Engelmann'sche

1) C. Chun: „Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Eine Monographie". Herausgegeben von der zoologischen Station zu Neapel Leipzig 1880.

Vermuthung richtig ist. Ein längerer Aufenthalt am Mittelmeer, in Villafranca und Neapel bot mir dazu die erwünschte Gelegenheit.

II. Morphologisches.

Bevor ich zur Darstellung der Bewegungen der Ctenophoren übergehe, wird es zweckmässig sein, erst kurz an einige morphologische Verhältnisse zu erinnern, die bei der folgenden Untersuchung von Wichtigkeit sind. Ich wähle dazu den Körper von Beroë, weil Beroë unter allen Ctenophoren die einfachsten morphologischen Verhältnisse darbietet, und halte mich an die von Chun in seiner vortrefflichen Monographie gegebene Darstellung, die ich in allen hier verwertheten Punkten vollständig bestätigen konnte, und auf die ich auch bezüglich eingehenderer Kenntniss verweisen muss. Für den vorliegenden Zweck kommen nur die direkt mit der Bewegung in Beziehung stehenden Organe in Betracht. Zwei Arten von Bewegungsorganen sind es, die den Ctenophorenkörper charakterisiren. Einerseits die Muskelfasern, andrerseits die Flimmerzellen und ihre Modifikationen. Die Muskelfasern durchziehen theils in regelmässiger Anordnung, theils unregelmässig netzartig verflochten die ganze Gallertmasse des Ctenophorenkörpers, aber sie spielen für die Locomotion und die Lageveränderung des Ctenophorenkörpers, vielleicht nur abgesehen von dem überhaupt eigenthümlich differenzirten Cestus Veneris, fast gar keine Rolle. Diesem Zweck dient vielmehr das System der Flimmerorgane. Der Körper der Beroë stellt bekanntlich einen langgestreckten, an einem Ende rundlich geschlossenen, am anderen Ende offenen, cylindrischen Sack vor (Fig. 1). Das offene Ende ist der Mundpol, das entgegengesetzte blinde Ende der Sinnespol. Am letzteren liegt nämlich der Sinneskörper, das sog. Otolithenorgan (Fig. 3). Die Otocyste bildet ein Bläschen, dessen Basis von Flimmerzellen mit kurzen Wimpern gebildet wird. Nach den Seiten zu werden die Flimmerhaare sehr lang und sind zu einer kuppelförmigen Glocke verschmolzen. Von zwei Seiten führt am Boden des Bläschens vom Centrum ausgehend je eine Reihe von Flimmerzellen mit längeren Wimpern zu den sog. Polfeldern, zwei grösseren, seitwärts vom Otolithenkörper gelegenen Sinnesorganen, deren Funktion noch unbekannt ist. Im Centrum des Bläschens erheben sich aus dem Flimmerepithel des Bodens die vier sog. Federn, d. h. vier stärkere, aus einer

Anzahl verschmolzener Wimpern bestehende, nach oben spitz zulaufende Plättchen, an deren vier Spitzen der Otolith selbst frei beweglich aufgehängt ist. Der Otolith besteht aus einem rundlichen Klumpen kleiner, runder, concentrisch geschichteter Körn-

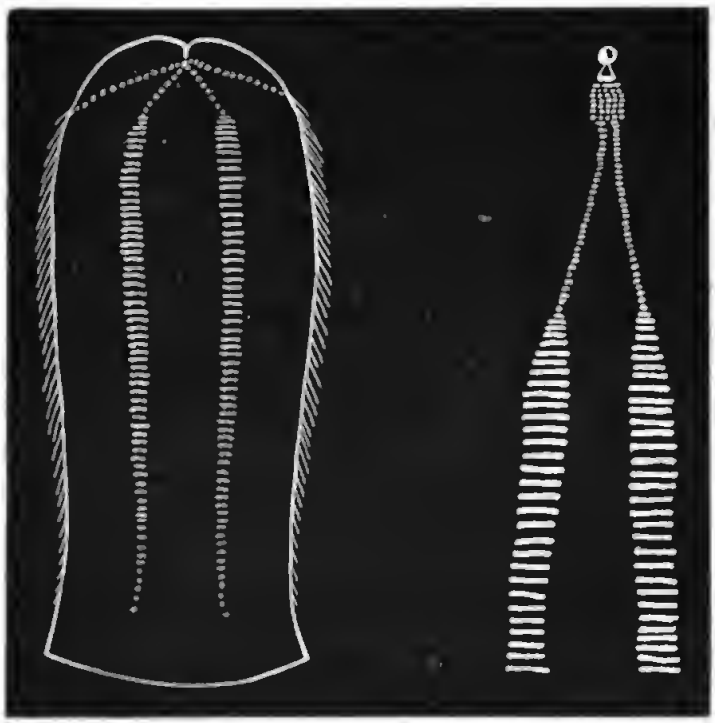


Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 1. Körper der Beroë im Umriss. Nat. Gr.
Fig. 2. Continuität der Flimmerorgane eines Quadranten schematisch: oben Otolith, dann Aufhängefeder, Cilienplatte, 2 Flimmerrinnen und unten 2 Rippen.

chen, die unter einander festhaften. In ihn sind die spitzen Enden der vier Aufhängefedern eingesenkt. An jede der vier Anfhängefedern schliesst sich ebenfalls noch innerhalb der Glocke und am Boden derselben eine sog. Cilienplatte an, d. h. ein breiter Streifen von Flimmerzellen mit langen, an ihrem Ende distalwärts rechtwinklig umgeknickten und dachziegelförmig über einander liegenden Wimpern, deren erste an ihrer Umknickungsstelle mit der Feder verschmolzen ist. Wo die Cilienplatten aus der Glocke heraustreten, theilen sie sich jede in zwei Flimmerrinnen, schmale Züge von Flimmerzellen, die ebenfalls geknickte und dach-

ziegelförmig über einander liegende Wimpern in grösserer Zahl neben einander besitzen. Diese Flimmerrinnen, also acht an der Zahl, verlaufen eine Strecke weit distalwärts und setzen sich je an eine der acht Rippen oder Schwimmplättchenreihen an, welche längs des sackförmigen Körpers fast bis zum Mundpol hinab-

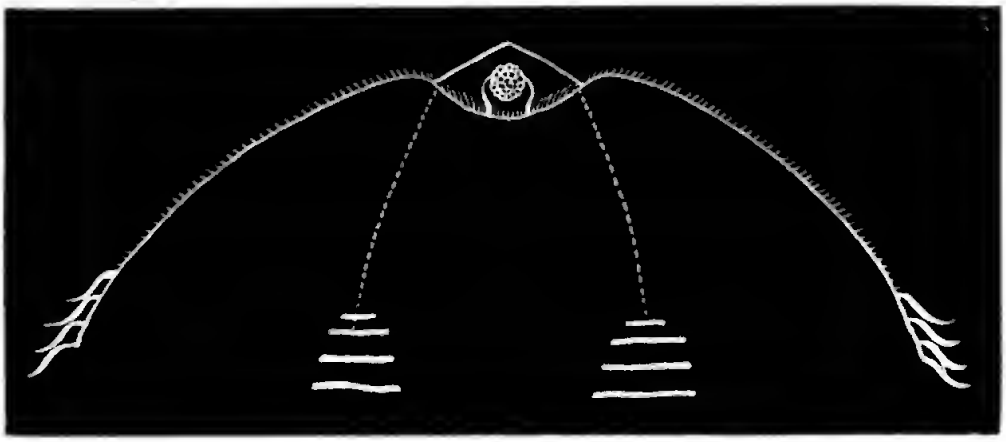


Fig. 3.

Fig. 3. Vergrösserter Sinnespol einer Beroë, halbschematisch.

ziehen und das die Ctenophoren am meisten charakterisirende Element vorstellen. Die Rippen selbst bestehen ebenfalls wieder aus modificirten Flimmerzellen, die in eigenthümlicher Weise angeordnet sind. Je eine Gruppe von Flimmerzellen vereinigt ihre sehr langen Wimpern durch Verklebung unter einander zu einem derben, ca. 1—2 mm breiten und ungefähr ebenso langen, soliden Schwimmplättchen, das kurz über seiner Insertionsstelle nach dem Mundpol zu umgebogen ist, und das nächste dachziegelförmig überlagert. So stehen die Schwimmplättchen jeder Rippe in einer einzigen Reihe unter einander angeordnet. Die als Folge ihrer Verklebung aus einzelnen Cilien entstandene Streifung verleiht diesen eigenthümlichen Organen ein wundervolles, farbenprächtiges Irisiren, das dem überaus zarten und durchsichtigen Gewebe des Körpers der Ctenophoren jenen unbeschreiblich anziehenden Eindruck verleiht, der jeden Beobachter bisher mit Bewunderung erfüllt hat und den blossen Anblick der Ctenophoren zu einem vollendeten Genuss gestaltet.

Die morphologischen Verhältnisse zeigen also für jede Rippe

eine continuirliche Reihe von mehr oder weniger modificirten Flimmerorganen, anfangend bei den Anhängefedern des Otolithen, sich theilend in die zwei Flimmerrinnen und in stetigem Zusammenhange durch Flimmerzellen bis an das orale Ende einer jeden Rippe verlaufend.

Dieses Verhältniss ist bei allen Ctenophoren das gleiche. Die verschiedene, oft ganz seltsam differenzirte Gestalt des Körpers bei den verschiedenen Ctenophorenformen, die Entwicklung der verschiedenartigsten Anhänge etc. kommen für die vorliegenden Fragen nicht in Betracht.

Dagegen erübrigt es noch, einige Bemerkungen über das Nervensystem der Ctenophoren zu machen. Indem ich betreffs der älteren Angaben auf die Monographie von Chun verweisen kann, beschränke ich mich auf die Besprechung der Ansichten von Eimer und von Chun. Eimer[1]) giebt an, dass die Gallertmasse der Beroë in ihrer ganzen Ausdehnung von einem feinen Netzwerk von Ganglienzellen und Nervenfasern durchzogen ist, das nur am aboralen Pol etwas dichter ist als nach dem oralen Pol hin. Eine Differenzirung von circumscripten Ganglien ist noch nicht vorhanden. Die Richtigkeit dieser Angaben von Eimer, der seine Untersuchungen an conservirtem Material machte, ist indessen bald darauf von Chun sehr energisch bestritten worden. Chun hält die von Eimer beschriebenen und abgebildeten Nervenfäden und Ganglienzellen für Kunstprodukte, die aus den die ganze Gallertmasse durchziehenden Muskelzellen mit ihren Fasern herstammen. Ich habe mir bei dieser Sachlage ein eigenes Urtheil in der Frage zu verschaffen gesucht und die Beroë in frischem und conservirtem Zustande nach verschiedenen Methoden untersucht. Unter Anderem versuchte ich das Nervensystem mittels der Methylenblaufärbung sichtbar zu machen. Dabei bekam ich sehr häufig ganz genau die gleichen Bilder, wie sie Eimer in seiner Arbeit wieder giebt. Da sich aber ausser den in Frage stehenden Gebilden auch viele andere Gewebeelemente ebenso, ja oft noch intensiver färbten, besonders aber, da ich feststellen konnte, dass dieses System von Fäserchen und ganglienzellenähnlichen Zellen erst nach längerer Zeit der Einwirkung und beim allmäh-

1) G. Th. Eimer: „Zoologische Studien auf Capri. I. Ueber Beroë ovatus, ein Beitrag zur Anatomie der Rippenquallen". Leipzig 1873.

lichen Absterben vor meinen Augen seine nervensystemähnliche Gestaltung annahm und aus unverkennbaren, sich färbenden Muskelzellen und Muskelfäden hervorging, indem die Zellen ihre Gestalt veränderten und zum Theil ganz typische Ganglienzellenform bekamen, während die Fäden varikös wurden, so bin ich zu der Ueberzeugung gekommen, dass wahrscheinlich auch die von Eimer abgebildeten Verhältnisse auf ähnlichem Wege entstanden sind und dass Chun's Ansicht, der trotz eifrigen und genauen Suchens ebenfalls nichts von einem Nervensystem in der Gallertmasse auffand, richtig sein dürfte. Ich möchte bei dieser Gelegenheit bemerken, dass überhaupt bei der Deutung gewisser Elemente als Nervensystem bei niederen Thieren mit etwas grösserer Vorsicht verfahren werden sollte als bisher, denn die Gestalt und das morphologische Aussehen von Ganglienzellen und Nervenfasern kommt bekanntlich auch einer ganzen Reihe von anderen Elementen zu, die nicht die geringste Beziehung zum Nervensystem haben. In vielen Fällen dürfte eine Deutung als Nervensystem grade bei den niedersten Metazoën überhaupt nur durch den Nachweis der physiologischen Funktion zu sichern sein. Die physiologischen Versuche Eimer's[1]), welche er später zur Sicherstellung seiner Ansicht ausführte und deren Richtigkeit ich vollkommen bestätigen kann, enthalten aber ebenfalls den von Eimer beabsichtigten Beweis für seine Ansicht nicht, da sie mehrfacher Deutungen fähig sind, wie das z. B. Krukenberg's[2]) wunderbare Constructionen des Nervensystems genügend zeigen, die sich auf die gleichen Versuche gründen und hier nicht weiter diskutirt zu werden brauchen. Gegenüber der Ansicht Eimer's sieht Chun das Nervensystem der Ctenophoren in dem Otolithenorgan, das als Centralnervensystem, fungirt und den Flimmerrinnen, welche die Rolle der peripheren Nerven vertreten. Da Chun diese Organe durchaus nicht in histologischer Beziehung mit den Ganglien und Nerven höherer Metazoën identificirt, sondern seine Ansicht nur auf ihre Function hin begründet,

---

1) Eimer: „Versuche über künstliche Theilbarkeit von Beroë ovatus. Angestellt zum Zweck der Controlle seiner morphologischen Befunde über das Nervensystem dieses Thieres". In Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1880.

2) Krukenberg: „Vergleichend-physiologische Studien zu Tunis, Mentone und Palermo". Experimentelle Untersuchungen. III. Abth.: „Der Schlag der Schwingplättchen von Beroë ovatus". Heidelberg 1880.

so ist gegen diese Auffassung nichts einzuwenden, besonders da diese Gebilde auch sämmtlich ectodermalen Ursprungs sind und andrerseits bei den Coelenteraten überhaupt die als Nervensystem fungirenden ectodermalen Elemente vielfach noch nicht jene einseitige, charakteristische Differenzirung erfahren haben, die sie bei höheren Metazoën allgemein erlangen. Die Coelenteraten sind eben diejenige Gruppe, in welcher sich nervöse Gebilde zuerst in der ganzen Reihe der Metazoën zu differenziren beginnen und daher erklärlicher Weise bezüglich ihrer äusseren Beschaffenheit noch in den verschiedensten Zellformen schwanken. Es kann daher nichts Befremdliches haben, wenn im vorliegenden Falle Flimmerzellen die Function von nervösen Organen versehen.

III. Die Ortsbewegungen der Ctenophoren.

Es ist lange Zeit darüber gestritten worden, welches von den beiden Organsystemen,. das Muskelsystem oder das Schwimmplättchensystem, die Locomotionen der Ctenophoren vermittele. Die grosse Mehrzahl der Beobachter war der Meinung, dass es ganz feine Muskelcontractionen sind, welche den Körper der Ctenophoren beim Schwimmen durch das Wasser tragen. Diese Meinung war hauptsächlich daher entstanden, weil man sich nicht vorstellen konnte, dass ein Thier, welches eine so reich entwickelte Muskulatur hat wie die Ctenophoren, diese garnicht für seine Hauptbewegungen verwenden sollte. Ein anderer Grund, der besonders von Fol[1]) angeführt wurde, sollte der sein, dass die Schwimmplättchen gar keinen locomotorischen Effect haben könnten, weil die Wirkung jedes Schlages durch das Zurückschnellen in die Ruhelage immer wieder aufgehoben werden müsste. Eine Reihe von Täuschungen bei der Beobachtung der Locomotion kam noch dazu, um die Ansicht, dass die Plättchen nichts mit der Locomotion zu thun hätten, ziemlich allgemein zu machen. Es lohnt nicht, auf die Widerlegung alles dessen, was für diese Ansicht beigebracht worden ist, näher einzugehen, denn jedem, der auch nur eine Stunde

1) Fol: „Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen". 1869.

lang lebende Ctenophoren bei ihren Bewegungen genauer verfolgt, tritt die Thatsache, dass nur die Thätigkeit der Schwimmplättchen allein die active Locomotion vermittelt, so evident vor Augen, dass es unbegreiflich erscheint, wie die Thatsache überhaupt ernstlich in Zweifel gezogen werden konnte. Man kann sich nur vorstellen, dass dies auf Grund vorgefasster Meinungen und sehr oberflächlicher Beobachtung geschah. Die neueren Beobachter, welche sich eingehender mit der Beobachtung der Bewegungen abgegeben haben, wie Chun und Eimer, lieferten denn auch genügende Beweise dafür, dass das Schwimmen der Ctenophoren, soweit es überhaupt durch eigene Thätigkeit contractiler Organe zu Stande kommt, allein von den Schwimmplättchen der Rippen vermittelt wird. Dagegen wird eine andere Gruppe von Bewegungen, die mit dem Orts- und Lagewechsel direct nichts zu thun haben, durch Muskelthätigkeit bewirkt. Es sind dies die eigenthümlichen Contractionen des Körpers, die man nicht selten beim Schwimmen oder Stillstehen des Thieres in verschiedenen Formen beobachten kann. Sie bestehen theils in ruckartigem Biegen des Körpers durch plötzliche Contractionen localer Natur, die besonders bei Reizung eintreten und die Rippen in die Tiefe des Gewebes ziehen, so dass der Plättchenschlag momentan aufhört, theils in langsamen, oft ringförmig von einem zum anderen Pol des Thieres verlaufenden Einschnürungen von peristaltischem Character. Alle diese Bewegungen bewirken nur Gestaltveränderungen, stehen wie gesagt zu dem eigentlichen Orts- und Lagewechsel der Thiere in keiner näheren Beziehung und kommen daher für den vorliegenden Zweck nicht in Betracht.

Die wirklichen Locomotionsorgane sind die Rippen. Das Spiel der Schwimmplättchen trägt den Körper beim activen Schwimmen durch das Wasser. In der Ruhelage liegen die einzelnen Plättchen nach dem Mundpol zu umgebogen, dachziegelförmig angeordnet der Körperoberfläche an. Beim Schlagen schnellt jedes Plättchen nach rückwärts d. h. nach dem Sinnespol hin und kehrt dann wieder in die Ruhelage zurück. Der Einwand Fol's, dass die zweite Phase dieser Bewegung, also die Rückkehr in die Ruhelage, den Effect der ersten Phase wieder aufheben müsste, widerspricht einfach den elementaren Thatsachen der Flimmerbewegung. Wäre er stichhaltig, so käme ein Infusor oder ein Tur-

hellar während seines ganzen Lebens nicht von der Stelle. Gestalt der Plättchen und verschiedene Energie des Schlages nach beiden Seiten bedingen es eben, dass der motorische Effect in der einen Richtung wirksamer ist als in der anderen. Wie bei jeder Flimmerbewegung schlagen nun die Schwimmplättchen nicht regellos, sondern es laufen continuirliche Schlagwellen über die ganze Rippe hin und zwar nehmen dieselben vom Sinnespol ihren Anfang. Jedes Plättchen schlägt nur nachdem das vorhergehende geschlagen hat. Schlägt das erste Plättchen schnell, so schlagen die folgenden ebenso schnell, schlägt es langsam, so schlagen alle übrigen ebenfalls langsam, hört es ganz auf, so schlagen die anderen auch nicht mehr. Auf diese Weise kommt eine ganz geordnete metachrone Bewegung auf jeder Rippe zu Stande, deren locomotorischer Effect der ist, dass das Thier mit dem Mundpol voran durch das Wasser getragen wird. In manchen Fällen nach Reizung, besonders bei Eucharis multicornis, kann man auch eine Flimmerbewegung der Plättchen mit entgegengesetztem locomotorischem Effect beobachten. Reizt man z. B. eine Eucharis, die vollständig ungestört war, plötzlich durch einen Stich oder Stoss, am besten am Mundpol, so tritt nach 1 bis 3 Secunden diese Wirkung ein, und das Thier schwimmt für einige Secunden mit dem Sinnespol voran, um dann plötzlich wieder zu dem normalen Bewegungsmodus überzugehen. Diese Flimmerbewegung mit umgekehrtem locomotorischem Effect ist aber selten. Ich habe sie nie spontan, sondern stets nur nach Reizung eintreten sehen und zwar nur bei Eucharis multicornis und Callianira bialata. Bei der normalen Bewegung schlagen die Plättchen stets so, dass ihr locomotorischer Effect in einer Vorwärtsbewegung des Thieres mit vorangerichtetem Mundpol besteht.

Die Form der Bewegungsbahn wird nun, wie sich ohne weiteres ergiebt, unter verschiedenen Verhältnissen eine ganz verschiedene sein müssen. Schlagen die Plättchen auf allen Rippen mit derselben Energie, in derselben Frequenz und um dieselbe Mittellage, so muss bei dem vollkommen symmetrischen Bau und in der Ruheform des Körpers die Bewegung eine gradlinige sein (Fig 4a). Schlagen dagegen die Plättchen der Rippen auf einer Körperseite garnicht oder mit geringerer Energie und Frequenz, oder schlagen auf der betreffenden Seite nur einige, nicht sämmtliche Rippen,

so muss die Schwimmbahn eine Curve darstellen, und zwar muss die Concavität der Curve derjenigen Seite des Körpers entsprechen, auf welcher die Plättchenbewegung der Rippen stillsteht,

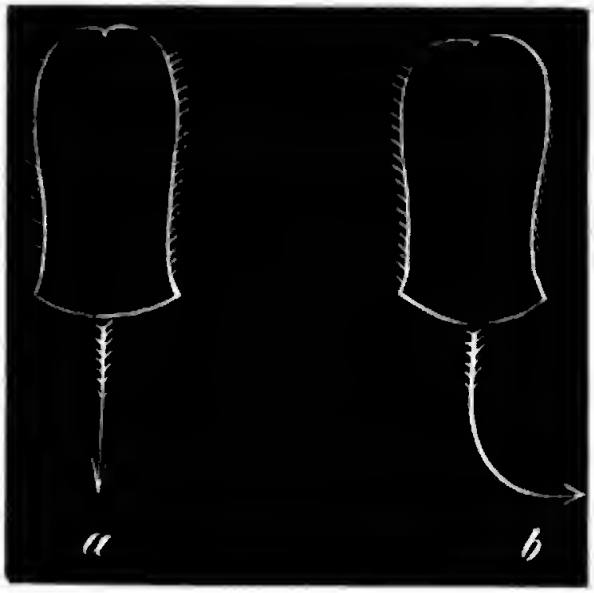


Fig. 4.

Fig. 4. a) Gradlinige Bewegungsbahn in Folge der Thätigkeit der Plättchen auf beiden Seiten.
b) Curvenbahn in Folge der Thätigkeit der Plättchen auf der linken und Ruhe auf der rechten Seite.

da ja diese Seite hinter der anderen bei vorwärts gerichteter Bewegung zurückbleibt (Fig. 4 b). Thiere, bei denen nur auf einer Seite die Plättchen der Rippen schlagen, werden also, solange dieser Zustand dauert, fortwährend in einem Kreise herumschwimmen, bei dem die in Ruhe befindliche Seite dem Mittelpunkt zugekehrt ist. Je nachdem die Plättchen der einen Seite heftig oder schwach, die der andern schwach oder gar nicht locomotorisch thätig sind, wird der Radius des Kreises klein oder gross sein, und je nachdem diese Verhältnisse wechseln, wird die Schwimmbahn des Thieres eine mehr oder weniger complicirte Form haben. Alle diese Verhältnisse, die sich als nothwendige mechanische Consequenz aus den verschiedenen Möglichkeiten von selbst ergeben, sind denn auch, wie die Beobachtung zeigt, beim Schwimmen der Ctenophoren realisirt. Wenn die Thiere lebhaft schwimmen, so kann man sie in der That bald in gradlinigen, bald in kreisförmigen, bald in verschlungenen Bahnen wechselnd sich bewegen sehen und bei genauer Beobachtung er-

Digitized by Google

kennt man leicht den Grund dieses Wechsels in der wechselnden Energie, Thätigkeit oder Ruhe der Rippen.

Neben den Locomotionen, die durch active Bewegung der contractilen Locomotionsorgane vermittelt werden, existirt noch eine andere Locomotionsform. Die Thiere besitzen nämlich die Fähigkeit, auch ohne Thätigkeit der Muskeln oder Flimmerplättchen im Meere zu steigen und zu sinken und zwar durch Veränderungen des specifischen Gewichts. Es sind hierüber verschiedene Ansichten geäussert worden. Da aber, wie wir sehen werden, diese Locomotionsart zu unserer Frage nur in entfernter Beziehung steht, so genügt es hier die Thatsache zu verzeichnen. Auch beabsichtige ich an anderer Stelle besonders auf dieselbe einzugehen.

IV. Die Gleichgewichtslagen der Ctenophoren.

Für die vorliegende Frage war es vor allem von Wichtigkeit festzustellen, ob bei den Ctenophoren Gleichgewichtslagen, d. h. bestimmte Axeneinstellungen vorkommen und in welcher Weise die eben beschriebene Locomotionsweise dazu dient, diese Gleichgewichtseinstellungen zu vermitteln. Kommen überhaupt keine Gleichgewichtseinstellungen vor, so ist natürlich auch die Frage nach den Beziehungen des Otolithenorgans zur Orientirung im Raume kaum zu behandeln.

Während meines zweimonatlichen Aufenthalts in Villafranca hatte ich zu verschiedenen Malen sehr reichliches Material an Ctenophoren. Trotzdem aber gelang es mir nie, mit Sicherheit das Vorkommen von Gleichgewichtslagen zu beobachten. Da auch sämmtliche früheren Beobachter der Ctenophoren niemals Gleichgewichtseinstellungen gesehen haben, so begann sich nach zahllosen vergeblichen Bemühungen in mir schon die Ueberzeugung zu bilden, dass die Ctenophoren überhaupt keine Gleichgewichtslagen einnehmen, und dass die Otolithenkörper infolgedessen auch nichts mit dem Gleichgewicht zu thun haben. Nun waren allerdings für meine Versuche die äusseren Verhältnisse sehr ungünstig, insofern ich keine grösseren Bassins oder Gefässe hatte, in denen ich die Thiere unter annähernd normalen Bedingungen hätte halten können. Die Glasgefässe, welche mir zur Verfügung standen,

waren ziemlich klein, die Versuchsobjecte, hauptsächlich Eucharis und Cestus sehr gross und sehr empfindlich und die Arbeitsräume sehr warm, so dass es mir in der Regel nicht möglich war, die Versuchsthiere länger als 3 Tage in annähernd normalem Zustande am Leben zu erhalten. Endlich gegen Ende meines Anfenthalts in Villafranca, als das Material wegen der Hitze schon selten geworden war, bekam ich eines Tages noch fünf junge Exemplare von Beroë ovata, die nur 1,5 cm lang waren. An diesen kleinen Thieren, welche in den Glasgefässen genügend Raum hatten, um etwas ungehinderter schwimmen zu können, machte ich nun folgende Beobachtung.

Nachdem die Thiere aus dem Gefäss, mit dem sie geschöpft wurden, in ein Glasgefäss mit frischem Meerwasser gebracht worden waren, gingen sofort alle fünf auf den Boden und stellten sich hier senkrecht ein, in der Weise, dass der Mundpol auf den Boden des Gefässes, der Sinnespol nach oben gerichtet war. In dieser genau senkrechten Stellung verharrten sie am Grunde, ohne den Ort zu verändern ungefähr $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde. Die Wimperplättchen schlugen während dessen bei jedem Individuum auf allen Rippen lebhaft und in ziemlich gleichem Tempo, so dass die Flimmerwellen über alle 8 Rippen ungefähr gleichzeitig herabliefen. Wurde nun ein Individuum mit einem Glasstähchen vorsichtig an die Oberfläche des Wassers geführt, so kehrte es jedesmal in höchst exacter Weise wieder in seine frühere Stellung am Boden zurück. Wurden die Thiere an die Oberfläche gebracht und so gestellt, dass sie mit dem Mundpol nach oben gerichtet waren, also umgekehrt wie sie am Boden standen, so drehten sie sich wieder in ihre ursprüngliche Richtung um, so dass der Mundpol wieder nach unten kam, und schwammen dann senkrecht in dieser Stellung mit dem Mundpol voran zu Boden, um dort wieder in ihrer alten Lage zu verharren. Dieser Versuch gelang, so oft ich ihn machte, bei allen fünf Individuen stets in der gleichen exacten Weise. Wenn die Thiere an die Oberfläche gebracht wurden, so wendeten sie bei der Rückkehr in ihre Stellung am Boden immer nach derjenigen Seite um, wo der aufwärts gerichtete Mundpol mit der Oberfläche den stumpfen Winkel bildete, also wo schon eine geringe Neigung des Mundpols nach unten vorhanden war, denn mathematisch genau kann man das Thier nicht senkrecht einstellen. Nach $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde waren alle fünf

Individuen an die Oberfläche gestiegen und hielten sich hier dauernd auf, zum Theil in schräger oder horizontaler Lage schwimmend, zum Theil in senkrechter Lage mit aufwärts gerichtetem Mundpol am Platze regungslos stillhängend. Wurden die Individuen, welche senkrecht an der Oberfläche hingen, vorsichtig umgedreht, so dass der Mundpol nach unten gerichtet war, so kehrten sie ebenso exact, wie sie vorher in ihre Lage am Boden zurückgekehrt waren, jetzt wieder in die umgekehrte Stellung an die Oberfläche zurück. Auch hierbei zeigte sich wieder ein entsprechender Einfluss des Neigungswinkels zur Senkrechten. Die Thiere wendeten nämlich stets nach derjenigen Seite um, wo der Mundpol mit der Bodenfläche den stumpfen Winkel bildete, also wo schon eine geringe Neigung des Mundpols nach oben vorhanden war. Nach einiger Zeit sanken mehrere Individuen in der senkrechten Stellung mit aufwärts gerichtetem Mundpol um einige Centimeter unter die Oberfläche und blieben hier zwischen Boden und Oberfläche in dieser Stellung schweben. Dabei standen sie theils bewegungslos still, d. h. ohne Plättchenschlag, theils liessen sie ihre Plättchen mit geringer Energie schlagen. Einige schwammen von Zeit zu Zeit in wechselnden Richtungen durch das Wasser. Bald gewannen die unregelmässigen Schwimmrichtungen die Oberhand, und schliesslich kamen keine dauernd senkrechten Einstellungen mehr vor, vermuthlich wegen zu starker Temperaturerhöhung des Wassers.

Diese Beobachtung war die einzige in Villafranca, die ich hätte zu der vorliegenden Frage in Beziehung bringen können. Da ich aber nach meinen vielen negativen Beobachtungen in dieser Richtung damals schon geneigt war, das Vorkommen von Gleichgewichtseinstellungen bei Ctenophoren zu bezweifeln, so vermuthete ich zunächst, dass auch hier die senkrechten Ruhestellungen auf eine andere Weise passiv zustande gekommen sein könnten. Es ist nämlich auch möglich, dass Differenzen im specifischen Gewicht beider Körperpole dieselben Einstellungen des ruhenden Thieres bewirken. Ist nämlich das specifische Gewicht des Gesammtkörpers schwerer als das betreffende Meerwasser, der Sinnespol für sich dagegen etwas leichter, so wird nach dem Gesetz der Schwere die senkrechte Einstellung mit nach unten gerichtetem Mundpol eintreten müssen, ohne dass das Thier dazu activ thätig ist. Ist aber umgekehrt das specifische Gewicht des

Gesammtkörpers leichter, das des Sinnespols für sich dagegen schwerer als das Meerwasser, so muss auch ohne active Bewegung des Thieres die senkrechte Stellung an der Oberfläche des Wassers mit abwärts gerichtetem Sinnespol resultiren. Im vorliegenden Fall also müssten die Beroës nachdem sie in frisches Meerwasser gesetzt waren, anfangs schwerer gewesen sein als dieses, während der Sinnespol an sich leichter war; allmählich aber müssten sie leichter geworden sein, während der Sinnespol an sich schwerer geworden wäre. Das Schweben an der Wasseroberfläche ohne active Bewegung zeigt, dass in der That später das specifische Gewicht um ein geringes leichter war als das Wasser. Nun habe ich, wie oben bereits bemerkt, constatirt, dass das specifische Gewicht des Ctenophorenkörpers wechseln kann. Es wäre also nicht undenkbar gewesen, dass im vorliegenden, ganz vereinzelt beobachteten Falle die senkrechte Axeneinstellung auf diese Verhältnisse zurückzuführen war. Indessen wäre doch immerhin der Wechsel des specifischen Gewichts beider Pole in wechselseitig entgegengesetztem Sinne sehr auffällig gewesen und würde nur eine sehr gezwungene Erklärung abgegeben haben. Nachdem ich daher von neuem zweifelhaft geworden war, ob nicht doch vielleicht Gleichgewichtseinstellungen in dem beschriebenen Falle vorlagen, beschloss ich die Beobachtungen wieder weiter fortzusetzen.

In Neapel, wo ich der Fürsorge des Herrn Lo Bianco ein reiches Material an Ctenophoren verdankte, konnte ich meine Versuchsthiere unter vollständig natürlichen Bedingungen halten, da mir die grossen Bassins des Aquariums mit ihrem frischen stetig fliessenden Meerwasser zur Verfügung standen. Auf diese Weise wurde das Warmwerden des Wassers, das sehr schädlich auf die äusserst empfindlichen Thiere wirkt, vollständig vermieden und eine stets gleichbleibende Temperatur des Wassers erhalten. Auch konnte ich hier grosse Glascylinder für die Dauer der Versuche benutzen, in denen die Thiere ebenfalls vollkommen normalen Bedingungen ausgesetzt waren. Unter solchen Verhältnissen war es leicht, die Thiere bei einiger Sorgfalt in durchaus natürlichem Zustande zu beobachten und es gelang mir, Beroës nicht selten länger als 3 Wochen am Leben zu erhalten, wobei sich dann nur die bei allen pelagischen Thieren in der Gefangenschaft auftretende Erscheinung bemerkbar machte, dass sie bedeu-

tend an Volumen abnahmen. So war z. B. eine kleine Beroë von 2 cm Länge nach 14 Tagen nur noch 6 mm lang, ohne dass sie aber sonst die geringsten Veränderungen zeigte.

Gleich bei den ersten Individuen, die ich unter diesen Verhältnissen hielt, konnte ich nun meine Beobachtungen aus Villafranca bestätigen und erweitern, und zwar zeigten mir fast ausnahmslos alle unverletzten Exemplare von Eucharis multicornis, Bolina hydatina, Cestus Veneris, Beroë ovata, die ich im Lauf der Monate Juli bis Dezember zur Untersuchung bekam und die ich unter günstigen Bedingungen hielt, die gleichen Erscheinungen. Aus der grossen Anzahl von Beobachtungen will ich hier nur einige Fälle anführen.

1. Eucharis multicornis.

Auf die allgemeine Verbreitung der Neigung zu Gleichgewichtsstellungen wurde ich in Neapel zuerst an der grossen Eucharis multicornis aufmerksam. Die Thiere, welche ich in den grossen Bassins des Aquariums hielt, zeigten, wenn sie ganz unverletzt waren, in der Ruhe fast stets eine genau senkrechte Einstellung ihrer Längsachse. Dabei stand ein Theil am Grunde des Bassins, den Mundpol auf den Boden gedrückt, ein anderer Theil hing an der Oberfläche des Wassers, den Mundpol nach der Oberfläche gewendet. In dieser Stellung verharrten sie oft viele Stunden lang. Bisweilen verliess ein Individuum seine Ruhestellung, schwamm im Wasser in den verschiedensten Axenstellungen, also in den verschiedensten Bahnen eine Zeit lang umher und kehrte nach einiger Zeit wieder in senkrechter Einstellung gerade abwärts oder gerade aufwärts schwimmend in seine ursprüngliche Stellung am Boden oder an der Oberfläche zurück. Hierbei war übrigens zu bemerken, wie ungemein sensibel gerade Eucharis ist. Es genügte oft das schwache Anstossen des langsam schwimmenden Thieres mit dem Mundpol an die Oberfläche des Wassers, um ein reflektorisches Rückschwimmen durch Schlagen der Plättchen mit umgekehrtem locomotorischem Effect auszulösen (vergl. pag. 12). In der Regel schwamm das Thier sofort nach dem Anstossen ungefähr 5—10 Secunden lang (etwa 15 bis 20 cm weit) in senkrechter Stellung mit vorangerichtetem Sinnespol abwärts, kehrte dann den Schlag der Schwimmplättchen wieder

um, so dass es wieder in senkrechter Richtung mit vorangerichtetem Mundpol aufwärts stieg, bis es die Oberfläche erreicht hatte. In verschiedenen Fällen wiederholte sich dann dieselbe Reaction noch mehrmals, so dass das Thier immer beim Anstossen an die Wasseroberfläche wieder senkrecht abwärts schwamm, bis es endlich wieder ruhig, Mundpol an die Oberfläche, Sinnespol nach unten gerichtet, hängen blieb.

Wurden die Thiere, wenn sie in Ruhe an der Oberfläche des Wassers hingen, ganz vorsichtig mit einem Glasstabe in irgend eine andere Axeneinstellung gebracht und eine Strecke weit abwärts geführt, so kehrten sie, falls nicht eine zu starke Reizung der sehr sensiblen Thiere damit verbunden war, stets langsam, aber sehr sicher in ihre ursprüngliche senkrechte Axeneinstellung mit aufwärts gerichtetem Mundpol zurück und schwammen in genau senkrechter Bahn nach oben, bis sie wieder senkrecht an der Oberfläche hängen blieben, oft nach mehrmaligem reflektorischem Rückwärts-Abwärtsschwimmen. Ganz das entsprechende Verhalten zeigten auch diejenigen Thiere, die in der Ruhestellung am Boden des Bassins standen. Wurden sie umgedreht und vorsichtig in die Höhe geführt, so kehrten sie ebenfalls stets in die senkrechte Einstellung mit abwärts gerichtetem Mundpol zurück und schwammen in gerader Linie abwärts, bis sie wieder senkrecht am Boden stehen blieben.

Dieses Verhalten ist stets bei völlig unverletzten Exemplaren, die in grösseren Bassins, also unter annähernd natürlichen Bedingungen gehalten wurden, zu beobachten. Es ist genau dasselbe Verhalten, wie ich es in dem einen Fall in Villafranca an Beroë ovata fand. Hier an Eucharis zeigte sich deutlich, dass diese senkrechten Einstellungen am Boden und an der Oberfläche nicht eine zufällige Erscheinung, sondern die normalen Ruhestellungen der Thiere waren.

2. Bolina hydatina.

An der kleineren Bolina hydatina, die in Neapel ebenfalls sehr häufig ist, konnte ich genau dieselben Erscheinungen beobachten. Auch diese Form hat die beiden Ruhestellungen an der Oberfläche mit aufwärts gerichtetem Mundpol und am Boden mit abwärts gerichtetem Mundpol, in welche die Thiere immer

wieder zurückkehren, wenn man sie vorsichtig in eine andere Lage bringt. Man sieht in jedem Bassin, in dem sich eine Anzahl Individuen befindet, einen Theil ruhig an der Oberfläche hängen, einen anderen Theil ruhig am Boden stehen. Ein dritter Theil schwimmt frei im Wasser, wobei sie ebenso wie Eucharis alle möglichen Lagen einnehmen und sich bald in geraden Bahnen, bald in verschlungenen Curven ohne dauernde Axeneinstellung bewegen.

3. Cestus Veneris.

Cestus Veneris ist wegen seiner eigenthümlichen Bandform und seiner meist bedeutenden Länge wenig für Beobachtungen in der Gefangenschaft geeignet. Nur einmal bekam ich ein kleines, ungefähr 8 cm langes Individuum dieses Thieres, das im Bassin mit Vorliebe die senkrechte Einstellung an der Oberfläche einnahm; d. h. die Stellung, in der die Axe, welche Mundpol und Sinnespol verbindet, senkrecht gestellt war und zwar ebenso wie bei Eucharis und Bolina mit aufwärts gerichtetem Mundpol. Wurde dieses Thier vorsichtig in eine andere Lage gebracht, so kehrte es ebenso wie Eucharis und Bolina wieder in die senkrechte Stellung zurück.

4. Beroë ovata.

Beroë ovata dürfte unter allen Ctenophoren bei weitem das günstigste Objekt für physiologische Untersuchungen sein, einerseits wegen ihrer einfachen Formverhältnisse und andererseits, weil sie nicht so empfindlich ist wie die anderen Formen und resistenter, so dass sie auch ohne Wasserwechsel unter sonst günstigen Bedingungen lange am Leben erhalten und bequem beobachtet werden kann. Unter den Verhältnissen, unter denen ich die Thiere in Neapel halten konnte, traten denn auch bei Beroë die Gleichgewichtslagen am deutlichsten unter allen Ctenophoren hervor. Wenn Beroë im Wasser umherschwimmt, nimmt sie alle möglichen Lagen ein und bewegt sich in den wechselndsten Schwimmbahnen, aber wie bei den anderen Ctenophoren kommen auch bei Beroë ovata die beiden senkrechten Ruheeinstellungen vor, an der Oberfläche mit aufwärts gerichtetem Mundpol und am Boden mit abwärts gerichtetem Mundpol. Da sich Beroë, wie

bemerkt, bei einiger Vorsicht in Glasgefässen ohne Wasserwechsel halten lässt, die eine genaue Beobachtung aller feineren Bewegungsvorgänge, besonders der Thätigkeit der Schwimmplättchen gestatten, so suchte ich hier Sicherheit in der Frage zu gewinnen, ob die senkrechten Axeneinstellungen, wie mir durch das allgemeine Vorkommen nunmehr wahrscheinlich geworden war, activ auf dem Wege besonderer Thätigkeit der Locomotionsorgane, oder ob sie doch nur passiv durch Differenzen im specifischen Gewicht der beiden Körperpole zu Stande kämen. Sehr bald entschied sich auch diese Frage. Die folgenden Thatsachen mögen die Belege dafür liefern.

A. Eine frisch eingefangene, unverletzte Beroë ovata von 2,5 cm Länge wurde zur Beobachtung in ein cylindrisches Glasgefäss von 40 cm Höhe und 25cm Durchmesser gesetzt.

Es sei hier bemerkt, dass die Uebertragung in anderes Wasser stets gewisse Störungen des normalen Verhaltens verursacht, die unter Umständen mehrere Stunden dauern können. Diese Störungen beruhen zum grössten Theil auf der verschiedenen Concentration und Temperatur des Wassers. Wasser, das nur einen Tag in einem offenen Gefässe gestanden hat, ist schon so verschieden von frischem, dass es nicht selten einige Stunden dauert, ehe das normale Verhalten der Versuchsthiere wieder hergestellt ist. Besonders kommen dabei die Störungen, welche durch das specifische Gewicht des Wassers bedingt sind, für die vorliegenden Untersuchungen in Betracht. Thiere, die, wenn sie ohne Bewegung sind, in ihrem ursprünglichen Wasser am Boden liegen, also schwerer sind als das Wasser, steigen, in ein Gefäss mit gestandenem Wasser gebracht, passiv in diesem an die Oberfläche und bleiben hier oft lange Zeit ohne active Bewegung liegen. Werden sie untergetaucht, so kehren sie stets wieder passiv an die Oberfläche zurück, bis nach längerer Zeit durch Diffusion die Differenzen im specifischen Gewicht des in den Kanälen des Körpers enthaltenen Wassers und des neuen Mediums ausgeglichen sind. Daher müssen Beobachtungen über die normalen Bewegungen und die Aequiliberverhältnisse stets nur an Thieren gemacht werden, die schon längere Zeit in demselben Wasser gestanden haben.

Nachdem die in Folge der Uebertragung eingetretenen Störungen vorübergegangen waren, hing das Thier vollkommen senkrecht an der Oberfläche des Wassers mit aufwärts gerichtetem

Mundpol. Dabei war die Thätigkeit der Plättchen eine langsame, aber auf allen Rippen ziemlich gleichrhythmische. Wurde das Thier mit einem Glasstab vorsichtig untergetaucht und in eine Lage gebracht, in welcher der Mundpol senkrecht nach unten gerichtet war, so kehrte es stets mit einer unveränderlichen Sicherheit in die vertikale Lage mit aufwärts gerichtetem Mundpol zurück und schwamm senkrecht in gerader Linie nach oben, wo es an der Oberfläche in seiner ursprünglichen Stellung hängen blieb. Es konnte nun leicht beobachtet werden, dass die grosse Gewandtheit und Sicherheit, mit der das Thier umwendete und in die senkrechte Lage zurückkehrte, nur durch die Thätigkeit der Plättchen bedingt war. Wenn das Thier untergetaucht und umgedreht war, so standen zunächst in Folge des Berührungsreizes die Schwimmplättchen sämmtlicher Rippen einen Augenblick still. Gleich darauf aber begannen die Plättchen auf einer Seite sehr energisch zu schlagen, während die an der gegenüberliegenden Seite stehenden Rippen vollkommen in Ruhe blieben oder

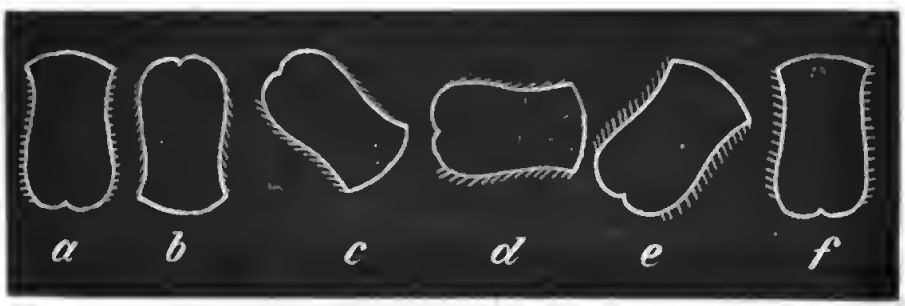


Fig. 5.

Rückkehr des Thieres in verschiedenen Stadien nach Umdrehung um 180°.

a) An der Oberfläche senkrecht hängend: Plättchen schlagen auf allen Seiten mässig.
b) Um 180° gedreht und untergetaucht: Plättchen stehen überall momentan still.
c) Beginn der Rückkehr: Plättchen schlagen auf einer Seite, auf der andern stehen sie still.
d) Erreichung der horizontalen Lage: Plättchen wie bei c.
e) Nach Drehung um 135°: Plättchen beginnen auch auf der vorher ruhenden Seite wieder schwach zu schlagen.
f) Vollendete Rückkehr: Zustand wie bei a.

nach einigen wenigen Schlägen wieder in Ruhe verfielen. Wie wir oben sahen (pag. 13), musste durch die einseitige Thätigkeit der Rippen eine Drehung des Thieres zur Senkrechten eintreten, und zwar musste die Drehung, da die wirksame Phase jedes Plätt-

ebenschlages in seiner Schnellbewegung nach dem Sinnespol hin liegt, in der Weise erfolgen, dass der Sinnespol sich nach der Seite der thätigen Rippen voran abwärts, der Mundpol dagegen sich nach der entgegengesetzten Seite anfwärts drehte, so dass der Winkel, unter dem seine Längsaxe sich zur Senkrechten neigte, immer grösser wurde. Hatte das Thier auf diese Weise mit seiner Längsachse die Horizontale passirt, so näherte es sich nun wieder mehr der Senkrechten, aber in umgekehrter Stellung, als es sich von ihr entfernt hatte. Bis das Thier einen Winkel von ca. 135 bis 145° beschrieben hatte, blieb das Verhalten der Schwimmplättchen genau dasselbe. Auf der einen Seite energische Thätigkeit, auf den gegenüberliegenden Rippen vollkommene Ruhe. Nachdem aber ein Winkel von 135—145° durchlaufen war, begannen auch an den bisher in Ruhe befindlichen Rippen die Plättchen wieder zu schlagen, aber mit geringerer Energie als an der gegenüberliegenden Seite. So kehrte das Thier schliesslich ganz in die senkrechte Lage mit aufwärts gerichtetem Mundpol und abwärts gerichtetem Sinnespol zurück, in der es nun bis an die Oberfläche gerade in die Höhe stieg. Sobald die senkrechte Einstellung wieder erreicht war, liess die energische Thätigkeit der Plättchen wieder nach und alle Rippen schlugen wie anfangs, als das Thier ungestört an der Oberfläche hing, langsam und in ungefähr gleichem Rhythmus weiter.

Wurde das Thier untergetaucht und so gedreht, dass es nicht ganz senkrecht, sondern schräg mit abwärts gerichtetem Mundpol stand, so begannen die Plättchen ausnahmslos jedesmal auf denjenigen Rippen zu schlagen, welche auf der unter spitzem Winkel zur Bodenfläche geneigten Seite standen, während die gegenüberliegenden stets in vollkommener Ruhe blieben, auch ohne anfänglich eine Schlagwelle zu zeigen. Jedesmal aber trat, nachdem das Thier bis in eine Neigung von ca. 45—35° zur Senkrechten zurückgekehrt war, auch die Bewegung auf den gegenüberliegenden Rippen wieder ein.

Dieses Einsetzen der Bewegung auf den vorher in Ruhe befindlichen Rippen bei Erreichung eines bestimmten Neigungswinkels, ehe die senkrechte Lage eingenommen ist, hat eine gewisse Bedeutung für die Gleichgewichtseinstellung. Es ist vorauszusehen, dass, wenn die Bewegung auf den vorher ruhenden Rippen erst in dem Moment einträte, wo die senkrechte Lage er-

reicht ist, das Thier nach dem Gesetz der Trägheit bei der ziemlich grossen Geschwindigkeit, mit der die Drehung ausgeführt wird, noch eine Strecke weit über die senkrechte Einstellung hinausschiessen würde. Dies wird aber verhindert durch das frühere Eintreten der Bewegung auf den ruhenden Rippen, welches die Tendenz, nach der anderen Seite über das Ziel hinauszugehen, rechtzeitig kompensirt. In der That geht die Beroë nach Erreichung der senkrechten Einstellung unter normalen Verhältnissen niemals über das Ziel hinaus, sondern bleibt momentan in dieser Lage stehen. Die Richtigkeit dieser Vermuthung konnte ich auf folgendem Wege nachweisen. Wenn es nämlich gelingt, die in Ruhe befindlichen Plattenreihen im gegebenen Moment am Einsetzen der Bewegung zu verhindern, dann muss nach der obigen Auffassung das Thier, über die senkrechte Lage hinausschiessen. Nun hat man ein Mittel, um die Thätigkeit der Rippen zu unterdrücken. Reizt man nämlich eine Rippe local durch Berührung mit einer Nadel nahe ihrem oberen Ende nicht allzustark, damit die Erregung sich nicht über das ganze Thier verbreitet, so wird durch Contraction der unter der Rippe gelegenen Retractoren die Rippe etwas in das Gallertgewebe eingezogen, so dass die Plättchen augenblicklich aufhören zu schlagen, und nicht eher wieder beginnen, bis die Retraction ganz nachgelassen hat. Wurde nun die Beroë bei der Rückkehr in die senkrechte Gleichgewichtsstellung nach Erreichung einer Neigung von ca. 45° zur Senkrechten an den ruhenden Rippen in dieser Weise gereizt, so dass die Rippen sich retrahirten und zunächst nicht ihre Thätigkeit beginnen konnten, so schoss das Thier jedesmal über die senkrechte Lage ein beträchtliches Stück hinaus. Dann setzte plötzlich die Bewegung auf den nun wieder hervorgestreckten Rippen um so energischer ein, je grösser der Winkel war, um den das Thier über die senkrechte Lage hinausgegangen war, und die Folge war, dass es nun wieder in die senkrechte Lage zurückkehrte, wo dann wieder gleichmässige, langsame Thätigkeit der Plättchen aller Rippen eintrat.

Das Eintreten von Bewegung und Ruhe der Plättchen bei Rückkehr in die Gleichgewichtslage geschieht mit einer Sicherheit und Gewandtheit, kurz in einer so exacten Form, wie sie nur die einfachsten physikalischen Experimente auszeichnet. So oft das Thier untergetaucht und in eine andere Lage gebracht wurde,

kehrte es stets mit derselben Präcision durch bestimmt geregelten Plättchenschlag in die Gleichgewichtsstellung zurück.

Nachdem diese Versuche sehr oft wiederholt waren, wurde das Thier zur Untersuchung seines Verhaltens im Erregungszustand heftig gereizt, indem sein Mundpol mit einem Draht durchstochen wurde. Der Erfolg war folgender. Zunächst wurden alle Rippen in das Gallertgewebe retrahirt, und die Plättchenbewegung stand in Folge dessen einige Zeit vollkommen still. Eine active Locomotion durch Thätigkeit der Plättchen fand also während dessen nicht statt. Wurde nun das Thier in diesem Zustande unter die Oberfläche getaucht und zwar so, dass es horizontal zu liegen kam, so kehrte es jetzt passiv ohne die geringste Thätigkeit der Plättchen an die Oberfläche zurück, und zwar drehte es, wenn es tief genug untergetaucht war, ebenfalls den Mundpol, aber äusserst langsam, nach oben; an der Oberfläche aber blieb es in horizontaler Stellung liegen. Es ging also daraus hervor, dass das Thier leichter war als das Meerwasser und dass der Mundpol wieder leichter war als der Sinnespol. Diese passive Art der Rückkehr in die senkrechte Lage an der Oberfläche war aber durchaus verschieden von der activen, durch regulirte Thätigkeit der Plättchen bedingten Art. Die passive Rückkehr geschah stets so langsam, dass sie unmöglich mit der gewandten und schnellen Steuerung bei der activen Rückkehr verwechselt werden konnte. Jedenfalls aber stand fest, dass der Körper specifisch leichter als das Meerwasser war.

Der Zustand der Ruhe der Plättchen dauerte indessen nur ganz kurze Zeit. Nachdem das Thier noch mehrere Secunden ganz ruhig an der Oberfläche gelegen hatte, begann plötzlich die Thätigkeit der Plättchen wieder, aber zuerst unregelmässig auf verschiedenen Rippen, so dass das Thier erst einige schwankende Bewegungen machte und in unregelmässiger Bahn einige Secunden lang durch das Wasser schwamm. Dann aber stellte es sich plötzlich durch Thätigkeit der Plättchen auf den Rippen der einen Seite und Ruhe derjenigen auf der anderen in senkrechte Lage mit abwärts gerichtetem Mundpol ein und schwamm in dieser Stellung, indem alle Rippen zu gleichmässiger energischer Thätigkeit übergingen, senkrecht abwärts, bis es mit dem Mundpol den Boden des Gefässes berührte, wo es in der gleichen Stellung stehen blieb, während die Plättchen aller Rippen ziemlich schnell

zu schlagen fortfuhren. In dieser Stellung verharrte es nun dauernd. Die Thätigkeit der Plättchen blieb dabei nicht stets auf allen Rippen gleichrhythmisch. Sobald aber in Folge des Nachlassens der Plättchenthätigkeit auf einer Seite das Thier nach der anderen Seite umzusinken drohte und im Begriff war, sich zur senkrechten Stellung zu neigen, wurde diese Schwankung sofort durch erneute stärkere Thätigkeit der schwächer schlagenden Rippen wieder corrigirt, so dass es nur zu ganz kleinen Oscillationen um die senkrechte Stellung kommen konnte.

Wurde das Thier aus seiner senkrechten Stellung am Boden vorsichtig in die Höhe gehoben und umgedreht, so dass der Mundpol nach oben zu stehen kam, so trat jetzt in analoger Weise wie früher die Rückkehr in die senkrechte Stellung am Boden ein. Wenn das Thier in eine Lage mit schräg aufwärts gerichtetem Mundpol emporgehoben war, so begannen sofort die Plättchen auf denjenigen Rippen energisch zu schlagen, welche auf der zur Oberfläche spitzwinklig geneigten Längsseite des Körpers standen, während die Rippen der andern Seite vollkommen in Ruhe blieben. Dadurch drehte sich naturgemäss der Sinnespol nach oben, der Mundpol nach unten. Das Thier durchschritt die horizontale Lage, und als es sich bis auf einen Winkel von 45 bis 35° der Senkrechten genähert hatte, begannen auch die Plättchen der vorher ruhenden Rippen zu schlagen, erst langsam, dann schneller, bis das Thier in vollkommen senkrechte Lage zurückgekehrt war. In dieser Einstellung stieg es nun durch gleichrhythmischen Schlag aller Plättchenreihen in gerader Linie abwärts, bis es mit dem Mund am Boden senkrecht stehen blieb. Die Rückkehr in diese senkrechte Gleichgewichtslage am Boden geschieht also in ganz analoger Weise wie die Rückkehr in die Gleichgewichtslage an der Oberfläche. Der Unterschied dabei ist der, dass bei Rückkehr nach der Oberfläche nur die Rippen, welche zur Bodenfläche spitzwinklig gerichtet sind, bei der Rückkehr nach dem Boden diejenigen Reihen, welche zur Oberfläche spitzwinklig gerichtet sind, in Thätigkeit übergehen, während die gegenüberstehenden in vollkommener Ruhe verharren. Im ersteren Falle also sind die aufwärts gerichteten, im letzteren die abwärts vom Sinnespol gerichteten Plättchen thätig.

So oft das Thier aus seiner Gleichgewichtslage am Boden entfernt und in die Höhe gehoben wurde, kehrte es stets mit der-

selben Sicherheit und Gewandtheit wie vorher an die Oberfläche, jetzt in seine senkrechte Stellung am Boden zurück. Jede kleine Umdrehung, die mit dem Glasstab an dem senkrecht stehenden Thiere ausgeführt wurde, compensirte es äusserst geschickt und exact durch die Thätigkeit der Plättchen einer Seite. Nachdem sich vorher gezeigt hatte, dass das specifische Gewicht des Thieres geringer als das des Wassers war, da es bei völliger Ruhe der Plättchen an die Oberfläche stieg, so liegt in dieser Rückkehr in die Gleichgewichtslage am Boden ein weiterer Beweis dafür, dass diese Einstellung nicht durch die Verhältnisse des specifischen Gewichts, sondern allein durch die active Bewegung der Plättchen bedingt ist. Um aber ganz sicher zu sein und auch die Möglichkeit, dass sich das specifische Gewicht des Körpers jetzt geändert haben könnte, auszuschliessen, wurde noch folgender Versuch gemacht. Das Thier, welches unter gleichmässiger Thätigkeit der Plättchen senkrecht am Boden stand, wurde durch Reizung dazu gebracht, alle Rippen zu retrahiren, so dass die Thätigkeit der Plättchen sofort für einige Secunden sistirt wurde. Im Moment der Sistirung der Plättchenthätigkeit nun begann das Thier sofort passiv langsam in die Höhe zu steigen und zwar drehte sich der Mundpol nach oben, während der Sinnespol nachfolgte, so dass das Thier bald senkrecht stand und in dieser Lage wenige Secunden lang in die Höhe stieg, bis die Retraction der Rippen nachliess. Die Thätigkeit der Plättchen aber begann nun bloss auf einer Seite, so dass das Thier activ wieder die bekannte sichere Wendung machte, bis der Mundpol wieder senkrecht nach unten stand. Dieser Versuch schliesst jeden Zweifel darüber aus, dass die Einstellung in die Gleichgewichtslage am Boden durch die Verhältnisse des specifischen Gewichts der Körperpole zu Stande kommt, denn er zeigt, dass das Thier immer noch specifisch leichter war als das Wasser und der Mundpol selbst leichter als der Sinnespol, dass also das Einhalten der senkrechten Gleichgewichtsstellung am Boden und die Rückkehr in dieselbe nur durch active Bewegung der Plättchen bedingt war.

Nachdem das Thier sich ca. 20 Minuten lang ohne Locomotion in seiner senkrechten Stellung am Boden aufgehalten hatte, begann es mehrmals spontan zu schwanken, wendete dann durch einseitigen Schlag der Plättchen von selbst um, so dass der Mundpol nach oben gekehrt war und schwamm in dieser Stellung grade

aufwärts an die Oberfläche des Wassers, wo es in seiner Anfangsstellung, d. h. Mundpol aufwärts, Sinnespol abwärts gerichtet, dauernd ruhig hängen blieb. Umdrehen hatte jetzt wieder denselben Erfolg wie bei Beginn der Beobachtung, also active Rückkehr in die senkrechte Gleichgewichtsstellung an der Oberfläche.

Nachdem am ersten Tage die Versuche abgebrochen waren, wurde das Thier die Nacht über in ein grosses Bassin mit Wasserwechsel gesetzt.

Als am nächsten Tage die Beroë wieder in das Versuchsbassin übertragen worden war, war das Verhalten noch genau dasselbe wie am vorhergehenden Tage. Das Thier hing senkrecht mit aufwärts gerichtetem Mundpol an der Oberfläche des Wassers und kehrte, wenn es untergetaucht und umgekehrt wurde, stets in der gleichen exacten Weise in diese Lage zurück.

Nachdem die Versuche 20—30 Mal und zwar zuletzt ohne grosse Schonung wiederholt worden waren, drehte sich das Thier plötzlich wieder mit dem Mundpol nach unten und ging unter ziemlich energischer gleichmässiger Thätigkeit der Plättchen senkrecht in dieser Stellung bis auf den Boden hinab, wo es nun wieder, den Mundpol an die Bodenfläche gedrückt, in der senkrechten Gleichgewichtslage stehen blieb. Nach ca. 3—4 Minuten neigte es sich aber durch Sistirung des Schlages der Rippen auf der einen Seite in eine etwas schräge Lage, in der es nun, mit dem Mundpol den Boden berührend, umherschwamm. Dabei drehte es sich ein wenig, bald hierhin, bald dorthin schwankend, krümmte sich zuweilen ruckweise durch Contraction der Muskelfasern auf einer Seite, ging dann allmählich in horizontale und schliesslich in senkrechte Stellung mit aufwärts gerichtetem Mundpol über, in der es nun grade aufwärts schwamm, bis es wieder in der ursprünglichen Gleichgewichtsstellung an der Oberfläche hängen blieb.

Hier hing es öfter längere Zeit in dieser Stellung. Ab und zu aber verliess es diese Ruhelage und schwamm spontan eine Weile im Wasser umher, kehrte aber dann in seine senkrechte Stellung an der Oberfläche zurück. Wurde das Thier hier durch Reizung zum Stillstand aller Rippen gebracht, oder liess es spontan einmal vorübergehend das Spiel seiner Plättchen ruhen, so begann es jedesmal langsam zu sinken und zwar mit abwärts gerichtetem Sinnespol. Der Körper war also jetzt specifisch schwerer geworden als das Seewasser. Aber sobald

das Thier eine kurze Strecke gesunken war, kehrte es stets durch Wiederaufnahme seines Plättchenschlages senkrecht in seine Gleichgewichtsstellung an der Oberfläche zurück.

Nach längerer Zeit sank das Thier wieder zu Boden und blieb hier eine Weile ruhig ohne Plättchenbewegung in horizontaler Lage liegen, kehrte dann wieder activ an die Oberfläche zurück, sank nach einiger Zeit wieder und blieb wieder am Boden liegen. Dies wiederholte sich mehrere Male. Die Beobachtung wurde dann abgebrochen.

Das eben beschriebene Verhalten der Beroë ist typisch für alle Individuen. Die wesentlichen Momente dabei sind das Vorkommen von zweierlei Gleichgewichtsstellungen in der Ruhe und die jedesmalige Rückkehr in dieselben durch genaue Regulirung der Plättchenbewegung, wenn das Thier künstlich aus der Gleichgewichtsstellung entfernt worden ist. Diese Erscheinungen sind äusserst charakteristisch und ich konnte sie, nachdem ich sie einmal aufgefunden hatte, an allen unverletzten Beroës, die ich einige Zeit beobachtete, constatiren. Verschiedenheiten sind dagegen in den einzelnen Fällen stets im Verhalten des specifischen Gewichts vorhanden. Was aber noch bemerkenswerth sein dürfte, das ist das Verhältniss zwischen beiden Gleichgewichtsstellungen, zwischen der an der Oberfläche mit aufwärts gerichtetem Mundpol und der am Boden mit abwärts gerichtetem Mundpol. In den meisten Fällen habe ich folgendes Verhältniss gefunden: Wenn die Thiere in ungestörtem Zustande in ihrer Gleichgewichtsstellung an der Oberfläche hingen und sie wurden heftig gereizt, wie im obigen Fall durch Stechen oder häufiges Umdrehen, so verliessen sie ihre Oberflächenstellung und gingen in die Gleichgewichtsstellung am Boden über, wo sie einige Zeit verharrten, um dann wieder spontan in ihre obere Gleichgewichtsstellung zurückzukehren. Aber auch das umgekehrte Verhalten habe ich mehrfach beobachtet. Der folgende Fall bietet ein sehr charakteristisches Beispiel dafür.

B. Eine frisch eingefangene, unverletzte Beroë ovata von 1 cm Länge stellte sich, nachdem sie in das Versuchsgefäss gebracht worden war, und die Erregung der Uebertragung überwunden hatte, in der unteren Gleichgewichtsstellung senkrecht am Boden ein. Die Plättchen aller Rippen waren sehr lebhaft thätig und schlugen auf allen Seiten synchron. Wurde sie mit einem Glasstab sehr vorsichtig aus ihrer Lage gebracht, so kehrte sie in der oben beschriebenen

Weise sehr geschickt wieder in ihre Gleichgewichtsstellung zurück. Wurde sie aber mit dem Glasstab etwas stärker angestossen, so drehte sie sich activ durch entsprechend regulirten Plättchenschlag sofort und zwar sehr schnell und gewandt um 180°, so dass sie senkrecht mit aufwärts gerichtetem Mundpol zu stehen kam und schwamm mit ungemeiner Geschwindigkeit (ca. 100 mm in der Secunde) senkrecht aufwärts bis an die Oberfläche, wo sie einige Secunden schräg zur Oberfläche umherschwamm und dann in der oberen Gleichgewichtsstellung, also mit aufwärts gerichtetem Mundpol, hängen blieb. Stand einmal momentan die Plättchenbewegung still, was öfter vorkam, so begann sie sofort in senkrechter Stellung mit abwärts gerichtetem Sinnespol zu sinken, bis sie durch die von neuem eintretende Plättchenbewegung wieder an die Oberfläche stieg. Sie war also specifisch schwerer als das Seewasser. Nachdem das Thier ungefähr eine Minute in senkrechter Stellung an der Oberfläche ungestört gehangen hatte, wendete es plötzlich ohne äussere Veranlassung sehr geschickt um 180° um, so dass der Mundpol nach unten kam, und eilte nun activ wieder mit derselben Geschwindigkeit, wie es aufgestiegen war, grade abwärts, bis es wieder ganz senkrecht in der unteren Gleichgewichtsstellung am Boden stehen blieb. Wurde es jetzt wieder mit dem Glasstab angestossen, so stieg es in der gleichen Weise wie vorher wieder in die Höhe. Dieses Verhalten bis in die kleinsten Einzelheiten zeigte es, so oft es durch Anstossen gereizt wurde. Jedesmal blieb es nur 1 Minute, oft noch kürzere Zeit in der oberen Gleichgewichtsstellung hängen und kehrte dann stets spontan mit sicherer Wendung senkrecht in seine untere Ruhelage am Boden zurück. So verhielt sich die Beroë einen halben Tag lang. Am Nachmittag hatte sich ihr Verhalten geändert. Sie stieg jetzt auch bei stärkerer Berührung nicht mehr an die Oberfläche, sondern blieb am Boden und kehrte wie ein Stehauf bei Umdrehung immer wieder in ihre untere Gleichgewichtslage zurück, und zwar äusserst schnell und sicher die Neigung durch Plättchenschlag in der entsprechenden Weise compensirend.

C. In einem anderen Falle hielt ich drei Beroë ovata, die anfangs ca. 5 cm gross waren, in einem Glasgefäss von ca. 15 Liter Inhalt. Trotzdem das Wasser nie gewechselt, nur vor Verdunstung geschützt war, konnte ich die Beroës drei Wochen lang in normalem Zustande am Leben erhalten. Ich muss hinzusetzen, dass

es im Monat December war. Während dieser Zeit, wo das Gefäss ganz ungestört an seinem Platze stehen blieb, verharrten die Thiere oft mehrere Tage lang in ihrer Gleichgewichtsstellung am Boden ohne Locomotionen auszuführen. Wirkte aber die Sonnenwärme einige Zeit auf das Gefäss ein, so dass das Wasser etwas erwärmt wurde, so verliessen die Thiere ihre Gleichgewichtsstellung am Boden und fingen an, nach den verschiedensten Richtungen und in den verschlungensten Schwimmbahnen im Wasser zu kreuzen. Auch traten dann oft ruckweise Körpercontractionen, theils allseitige, theils einseitige Krümmungen auf, die stets das Zeichen einer bestehenden Erregung sind. War die Sonne verschwunden, sank die Temperatur wieder, so nahmen die Thiere nach einiger Zeit auch wieder ihre ursprünglichen Gleichgewichtsstellungen am Boden ein. Alle drei Thiere verhielten sich immer ziemlich übereinstimmend.

Diese Thatsachen zeigen deutlich, dass die Veranlassung für das Verlassen einer Einstellung und das Uebergehen aus der Gleichgewichtsstellung an der Oberfläche in die entgegengesetzte am Boden und umgekehrt, hauptsächlich in der durch Reize erzeugten Erregung zu suchen ist.

5. Beroë Forskalii.

Dieselben Gleichgewichtseinstellungen, wie sie bei Beroë ovata so typisch auftreten, kommen bei Beroë Forskalii ebenfalls vor. Aber Beroë Forskalii eignet sich deshalb weniger zu den Versuchen, weil sie durch kleine Reize viel leichter in heftige Erregung versetzt wird. Stehen z. B. die Thiere in der unteren Gleichgewichtsstellung am Boden und dreht man sie um, so genügt der Reiz der Berührung mit dem Glasstab meist dazu, die Thiere zu stürmischen Schwimmbewegungen zu veranlassen, so dass sie in den unregelmässigsten Bahnen mit grosser Geschwindigkeit durch das Wasser eilen. In einigen Fällen aber, besonders wenn die Thiere schon mehrere Tage im Versuchsgefässe ohne Wasserwechsel gehalten worden waren, gelang es durch Umdrehen aus der Gleichgewichtslage genau die gleiche exacte Rückkehr in dieselbe zu erzielen wie bei Beroë ovata.

Die vorstehenden Beobachtungen und Versuche stellen das allgemein verbreitete Vorkommen von senkrechten Gleichgewichtslagen unter den Ctenophoren fest, eine mit aufwärts, eine mit abwärts gerichtetem Mundpol. Sie zeigen ferner, dass diese Gleichgewichtseinstellungen durch active Bewegung der Plättchen zu Stande kommen, und dass nach Umdrehung des Thieres die Rückkehr in die Gleichgewichtslage ebenfalls durch active Regulirung der Plättchenbewegung bewirkt wird und zwar in einer so exacten und sicheren Weise, wie sie physikalische Versuche anszeichnet. Stärkere Erregungen sind häufig Veranlassung, dass die Thiere aus der einen Gleichgewichtsstellung mit aufwärts gerichtetem Mundpol in die andere mit abwärts gerichtetem Mundpol übergehen und umgekehrt. Mitunter, aber selten, können auch passiv durch Verschiedenheit des specifischen Gewichts beider Körperpole bei vollständiger Bewegungslosigkeit des Thieres bestimmte Axeneinstellungen zu Stande kommen, die aber stets leicht von den activen Gleichgewichtseinstellungen zu unterscheiden sind. Im übrigen ist das specifische Gewicht des Ctenophorenkörpers wechselnd.

V. Die Abhängigkeit der Gleichgewichtslagen vom Otolithenorgan.

Nachdem die Thatsache ermittelt war, dass die Einstellungen in die senkrechten Gleichgewichtslagen durch active Regulirung des Plättchenschlages stattfinden, war nunmehr die Frage die, ob und in welcher Weise das Otolithenorgan die Plättchenbewegung regulirt.

Die ersten Versuche in der Frage, ob eine Beziehung zwischen Sinneskörper und Bewegung des Thieres besteht, machte Eimer[1]), dem es indessen nicht gelang, Beziehungen zwischen beiden aufzufinden. Dennoch sind die Versuche Eimer's von Wichtigkeit, denn sie haben zuerst gezeigt, dass die Plättchen auch unabhängig vom Sinneskörper die Fähigkeit spontaner Bewegung besitzen. Eimer schnitt eine Beroë ovata der Quere nach in

1) Eimer: „Versuche über künstliche Theilbarkeit von Beroë ovatus. Angestellt zum Zweck der Controlle seiner morphologischen Befunde über das Nervensystem dieses Thieres". In Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1880.

drei Stücke. Nach der Operation war sofort auf allen Rippen die Bewegung der Plättchen erloschen. Bald aber trat die Bewegung wieder ein und zwar zuerst an dem Stück, welches den Sinnespol enthielt, später auch am Mittelstück und am Mundstück. Aber in den beiden letzteren wurde die Bewegung oft unterbrochen. Kleine Stücke, die abgeschnitten waren und Theile der Rippen besassen, verhielten sich ebenso. Nach längerer Zeit hatten sich die Theilstücke wieder vollständig erholt: „Des Afterpols entbehrende Hälften von Beroë schwammen gewöhnlich bald durchaus wie ein ganzes Thier umher, reagierten auf Reize vollkommen wie ganze Thiere und schienen ihnen, was psychisches Vermögen betrifft, durchaus nicht nachzustehen.“ Nach querer Durchtrennung einer Rippe an einem sonst unverletzten Thier schlugen die Plättchen in beiden Abschnitten unabhängig von einander, d. h. in ungleichem Rhythmus. Es muss bemerkt werden, dass Eimer die Gleichgewichtseinstellungen noch nicht kannte. Abgesehen hiervon sind die thatsächlichen Angaben Eimer's durchaus zutreffend, wie auch schon Krukenberg[1]) bestätigte.

In seiner Monographie der Ctenophoren beschäftigt sich auch Chun[2]) mit der Frage der Regulirung des Plättchenschlages durch das Otolithenorgan und beobachtete ein wichtiges Factum. Wie oben erwähnt, reiht sich an jede von den vier Federn, zwischen denen der Otolith selbst aufgehängt ist, eine Cilienplatte an, die sich weiter abwärts in zwei getrennte Flimmerrinnen spaltet, an die sich in continuirlicher Flimmerverbindung die Rippen mit ihren Plättchen ansetzen. Chun beobachtete nun, dass die Plättchen der beiden von derselben Cilienplatte entspringenden Rippen stets in demselben Rhythmus und gleichzeitig schlagen, dass also über die beiden Rippen desselben Quadranten die vom Sinnespol kommenden Flimmerwellen stets gleichzeitig und gleich schnell hinweglaufen. Bleiben die Plättchen der einen Rippe des Paares stehen, so thun es auch im selben Moment die der andern. Schlagen die der einen langsamer oder schneller, so thun es auch

1) Fr. W. Krukenberg: „Der Schlag der Schwingplättchen bei Beroë ovatus“. In Vergl.-physiolog. Studien zu Tunis, Mentone und Palermo. Experimentelle Untersuchungen III. Abth. Heidelberg 1880.

2) C. Chun: „Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte“. Eine Monographie. Leipzig 1880.

gleichzeitig die der anderen. Jeder Quadrant dagegen ist in dem Plättchenschlag seiner Rippen unabhängig von jedem anderen. Daher können die Plättchen des einen Rippenpaares thätig sein, während die des anderen ruhen, können schnell schlagen, während die des anderen langsam schlagen. Dass diese Regulirung am Sinneskörper beginnt, konnte Chun unter dem Mikroskop an jungen Exemplaren verfolgen. Nach Abschneidung des Sinneskörpers fällt diese Regulirung weg; die zwei zusammengehörigen Reihen jedes Quadranten schlagen dann unabhängig von einander, so dass dann jede Rippe ihren eigenen Rhythmus hat. Obwohl die Thiere auch ohne Sinneskörper noch lange Zeit am Leben erhalten werden konnten, blieb die Arhythmie der zusammengehörigen Rippen doch bestehen.

Dieses von Chun gefundene Gesetz konnte ich bei allen unverletzten Ctenophoren bestätigen. Eine Ausnahme kommt nicht vor. Das Chun'sche Gesetz ist auch ohne Weiteres verständlich, da ja ein Impuls, der vom Sinnespol kommt, an der Theilungsstelle, wo die beiden Flimmerrinnen ihren Ursprung nehmen, auf den ersten Elementen beider Flimmerrinnen gleichzeitig einsetzen, und bei der Gleichartigkeit der Leitung, wenn sonst keine Störung vorliegt, auch gleich schnell auf den Flimmerrinnen und weiterhin auf den Rippen abwärts weiter fortgepflanzt werden muss. Für die Rippen verschiedener Quadranten dagegen ist dieser Grund nicht vorhanden, denn die Impulse haben bei ihnen nicht wie bei den zwei Rippen eines Quadranten dieselbe Ursprungsstelle, welche durch jede der Aufhängefedern repräsentirt wird. Die Bewegung der Plättchen auf jedem Quadranten kann also unabhängig von der auf jedem anderen erfolgen, so dass durch stärkeren oder schwächeren Schlag der Rippen eines Quadranten eine Aenderung in der Axeneinstellung des Thieres ermöglicht wird. Die Gleichgewichtseinstellungen waren Chun aber auch noch nicht bekannt.

Im Anschluss an diese Verhältnisse äusserte Engelmann (l. c.) seine oben (pag. 3 u. 4) angeführte Vermuthung, dass der Otolith durch verschiedenen Druck oder Zug auf die Aufhängefedern bei verschiedenen Stellungen des Thieres eine verschieden starke Thätigkeit des Plättchenschlages auslösen könnte, welche bewirkte, dass das Thier sich in die senkrechte Lage einstellte.

Nachdem im Vorhergehenden das Vorkommen solcher Gleich-

gewichtseinstellungen und nach Entfernung des Thieres aus ihnen die Rückkehr in dieselben durch Regelung der Plättchenbewegung nachgewiesen worden ist, gewinnt die Engelmann'sche Vermuthung immer mehr an Wahrscheinlichkeit, und es erübrigt nun nur noch festzustellen, ob die Fähigkeit, sich activ in die senkrechten Gleichgewichtslagen einzustellen nach Entfernung des Otolithenorgans verloren ist. Die folgenden Versuchsreihen führten zur Entscheidung der Frage.

1. Eucharis multicornis.

Das äusserst weiche Körpergewebe von Eucharis gestattete zur Entfernung des etwas tief im Sinnespol gelegenen Otolithen folgende Methode. Eine Glasröhre, die zu einer langen Spitze ausgezogen war, wurde mit der Spitze vom Sinnespol bis an den Otolithen herangeführt. Berührte die Spitze genau den Otolithen, so wurde am andern Ende der Glasröhre ein wenig gesaugt und dies genügte, um den Otolithenkörper loszureissen und mit der Glasröhre herauszuziehen. So ist es möglich, ohne grössere Verletzung des Thieres den Otolithenkörper zu entfernen.

Bei einer Anzahl von Individuen, die in ihrer senkrechten Gleichgewichtsstellung an der Oberfläche hingen und nach Entfernung aus dieser Lage stets sehr prompt in dieselbe zurückkehrten, wurde mit dieser Saugmethode der Otolithenkörper entfernt. Zunächst befanden sich die Thiere infolge der Operation in einem Erregungsstadium. Die Rippen waren retrahirt und die Plättchen schlugen nicht. Dagegen erfolgten häufig ruckweise Contractionen des Körpers. Nach einiger Zeit begannen die Plättchen auf einigen Rippen wieder zu schlagen, aber niemals mehr auf den beiden Rippen desselben Quadranten gleichrhythmisch, wie das auch zu erwarten war. Auf jeder einzelnen Rippe war die Bewegung der Plättchen unabhängig von der auf den anderen, wenn es auch bisweilen vorkam, dass die Plättchen aller Rippen, besonders wenn sie sehr energisch thätig waren, in ungefähr gleichem Tempo schlugen. Der locomotorische Effect dieses Verhaltens war der, dass die Thiere zunächst in horizontaler Lage theils am Boden lagen, theils an der Oberfläche schwammen, dann unregelmässige Drehungen machten und später von Zeit zu Zeit in unregelmässigen Schwimmbahnen unter den verschiedensten Axeneinstellungen durch das Wasser kreuzten, wieder

passiv an den Boden oder an die Oberfläche zurückkehrten, aber niemals eine der beiden Gleichgewichtsstellungen einnahmen. Obwohl die Thiere noch mehrere Tage unter ganz naturgemässen Bedingungen am Leben erhalten wurden, kamen doch niemals wieder die charakteristischen Gleichgewichtsstellungen vor.

2. Bolina hydatina.

An der ebenfalls sehr zarten und weichen Bolina wurde auf dieselbe Methode bei Individuen, die in senkrechter Gleichgewichtsstellung an der Oberfläche hingen und die Gleichgewichtsreactionen sehr deutlich und exact zeigten, der Otolithenkörper entfernt. Der Erfolg war genau derselbe wie bei Eucharis. In der Regel schwammen die Thiere in horizontaler Lage an der Oberfläche des Wassers, von Zeit zu Zeit auch spontan in unregelmässigen Bahnen und Axeneinstellungen durch das Wasser. Der Schlag der Plättchen war auf allen Rippen unabhängig von einander. Zu Gleichgewichtseinstellungen kam es nach der Operation nicht wieder.

3. Beroë ovata.

Da Beroë ovata für alle Operationen bei weitem das günstigste Object ist und vor allem auch die Gleichgewichtseinstellungen in der exactesten und augenfälligsten Weise zeigt, wurden an ihr auch die ausgedehntesten Versuche gemacht. Da aber das Gewebe bedeutend resistenter ist als bei Eucharis und Bolina, so konnte zur Entfernung der Otolithen die Saugmethode keine Anwendung finden. Es wurden daher die Otolithen auf andere Weise entfernt. Zu diesen Versuchen wurden immer nur Exemplare gewählt, die dauernd die Gleichgewichtseinstellungen in ausgeprägter Form zeigten. Es folgen die Ergebnisse der Versuche an Beroë.

A. Mehrere Beroës, die sich schon seit einigen Tagen im Versuchsgefäss befanden und in der Gleichgewichtslage an der Oberfläche hingen, wurden mit der Hand umgedreht, so dass der Sinnespol die Wasseroberfläche berührte, und ohne weitere Reizung in dieser Lage gehalten. Während dessen wurde mit einem glühenden, ca. 0,5 mm dicken Draht das Otolithenorgan vorsichtig

ausgebrannt. Diese Operation gelingt bei einiger Vorsicht sehr gut, und man kann grössere Verletzungen leicht vermeiden. Die so operirten Thiere contrahirten sich sofort und stellten ihre Plättchenbewegung ein. Je nach ihrem specifischen Gewicht sanken sie dabei entweder zu Boden mit senkrecht abwärts gerichtetem Mundpol oder blieben an der Oberfläche liegen, in beiden Fällen stets horizontal und unter fortwährenden Zuckungen des Körpers. Nach einiger Zeit liessen die Zuckungen wieder nach, und an einigen der Rippen traten vorübergehende Schlagwellen auf. Nach und nach wurden die Wellen häufiger. Einige Rippen gingen bereits zu rhythmischem Schlagen der Plättchen über, andere aber standen noch ganz still. Infolge dessen drehten sich die Thiere in ihrer horizontalen Lage und gingen auch wohl in andere Lagen über. Bald waren alle Rippen in rhythmischer Thätigkeit, aber so, dass jede von den anderen unabhängig war, ihren eigenen Rhythmus hatte, oft lange Ruhepausen eintreten liess, dann bald in schnellem, bald in langsamem Tempo, bald wieder ganz ohne Rhythmus schlug, kurz, gar keine Regel in ihrer Thätigkeit erkennen liess. Der locomotorische Effect dieser unregelmässigen Plättchenthätigkeit war der, dass die Thiere ab und zu ihre horizontale Ruhelage verliessen und in unregelmässigen Curven durch das Wasser schwammen, ähnlich wie die unverletzten Beroës, wenn sie spontan ihre Gleichgewichtsstellungen am Boden oder an der Oberfläche verlassen, um nach allen Richtungen hin im Wasser zu kreuzen. Aber die Schwimmbewegung der operirten Beroës war häufig etwas unregelmässiger, in ihren Richtungen noch wechselnder und schwankender als die der unverletzten Individuen, ein Unterschied, der freilich nur bei sehr genauer Vergleichung bemerkbar wird. Bei lebhaftem Schlag der Plättchen aller Rippen aber war die Schwimmbewegung der operirten Thiere von derjenigen der unverletzten Individuen, die spontan im Wasser kreuzen, nicht zu unterscheiden. Wie bei unverletzten, stark gereizten Individuen kam auch bei den operirten bisweilen die Erscheinung vor, dass an einer oder der anderen Rippe die Wellen vom Mundpol statt vom Sinnespol aus begannen. Der wesentliche Unterschied aber bestand darin, dass die Thiere, die vorher so exact ihre Gleichgewichtsstellungen einnahmen, sich nie wieder activ in eine der beiden Gleichgewichtslagen einstellten. Eine Regulirung der

Plättchenbewegung war nicht mehr vorhanden. Dagegen kam, wenn die Thätigkeit aller Rippen, was bei operirten Thieren besonders auffällt, oft lange Pausen erfuhr, bisweilen die passive Senkrechtstellung, infolge der specifischen Gewichts-Differenzen beider Körperpole vor. Die eine der operirten Beroës, welche leichter war als das Wasser, hing bei völliger Ruhe der Plättchen senkrecht an der Oberfläche des Wassers mit aufwärts gerichtetem Mundpol. Wurde sie untergetaucht und umgedreht, so kehrte sie wieder in ihre ursprüngliche Stellung zurück, aber die Rückkehr geschah in derselben äusserst langsamen Weise, wie die horizontal am Boden liegenden Individuen, wenn sie hochgehoben und senkrecht aufgerichtet wurden infolge ihrer Schwere wieder in ihre horizontale Lage am Boden zurücksanken. Trat bei dieser langsamen, passiven Rückkehr in die senkrechte Stellung grade einmal Plättchenbewegung ein, so wurde die Rückkehr in die senkrechte Lage nicht vollendet, sondern der Körper drehte sich dann in irgend eine andere Lage, häufig grade nach der entgegengesetzten Seite und schwamm in unregelmässiger Curve durch das Wasser. Nach einigen Stunden wurde das eben angeführte, in der Ruhe senkrecht an der Oberfläche hängende Individuum allmählich schwerer. Wenn längere Pausen in der Thätigkeit der Plättchen eintraten, schwebte es erst einige Zeit senkrecht mit abwärts gerichtetem Sinnespol mitten im Wasser, sank aber in den nächsten Stunden immer tiefer, stand dann ohne sich zu bewegen senkrecht am Boden, aber mit aufwärts gerichtetem Mundpol, und lag schliesslich wie die anderen Individuen in den Ruhepausen horizontal am Boden. Immerhin habe ich bei der grossen Anzahl von operirten Beroës, die ich beobachtete, auch diese passiven Einstellungen in eine senkrechte Lage, in der stets der Sinnespol abwärts gerichtet war, nur selten beobachtet, wie sie ja auch beim unverletzten Thier nicht häufig sind. Eine Verwechselung dieser passiven Einstellungen mit den activen Gleichgewichtseinstellungen ist schlechterdings unmöglich. Die activen Gleichgewichtseinstellungen traten auch längere Zeit nach der Operation und auch in den nächstfolgenden Tagen nicht wieder ein.

Was übrigens das Aeussere der operirten Thiere betraf, so waren sie von unverletzten Thieren mit blossem Auge nicht zu unterscheiden, wenn man sie nicht sehr sorgfältig untersuchte.

Die durch die Operation entstandene Brandwunde war so klein gewesen und die Wundränder hatten sich so schnell geschlossen, dass jemand, der nicht besonders darauf aufmerksam gemacht wurde, dass hier der Otolithenkörper fehlte, keine Spur von einer Verletztung entdeckt haben würde. Auch das übrige Verhalten der operirten Thiere war in keiner Weise von dem der unverletzten zu unterscheiden. Zum Beispiel nahmen die operirten Thiere ebenso wie die unverletzten Nahrung zu sich und verdauten dieselbe in der gewöhnlichen Weise. Sie entwickelten sogar häufig grossen Appetit. Die Gefrässigkeit, die gerade Beroë unter den Ctenophoren besonders auszeichnet, bestand an den operirten Thieren in ungeschwächtem Grade fort. Eine kleine operirte Beroë frass eine dreimal grössere Encharis an und hatte, als ich sie bemerkte, schon den einen Lappen vollständig verschlungen. Eine andere operirte Beroë verschluckte mit einem Ruck eine etwas kleinere Beroë, behielt sie im Magen, wodurch der Körper tonnenförmig aufgetrieben wurde, und schnürte den Mund sphinkterenartig zusammen. Nach ca. einer Stunde stiess sie das Thier wieder aus. Spuren von Verdauung waren noch kaum an ihm bemerkbar, aber es zuckte fortwährend, bald mit dem ganzen Körper, bald mit einer Seite zusammen und war in seinen Bewegungen gänzlich gestört. Nach kurzer Zeit aber frass die Beroë dasselbe Thier zum zweiten Male und nun behielt sie es im Körper, bis es vollständig verdaut war. Die Reactionen auf Reize, die Retraction der Rippen, Sistirung des Plättchenschlages, totale oder partielle Zuckungen des Körpers etc. erfolgten noch in genau der gleichen Weise wie am unverletzten Individuum. Auch das Leuchtvermögen der operirten Thiere war nicht gestört. Bekanntlich leuchten im Dunkeln die Wände der unter den Rippen gelegenen Kanäle sehr intensiv in bläulich-weissem Lichte, wenn man das Thier stark reizt. Auch die dort liegenden Geschlechtsproducte, selbst isolirte Eier leuchten auf Reiz. Operirte Thiere verhalten sich in dieser Beziehung ganz ebenso wie unverletzte. Kurz, ich habe ausser den Gleichgewichtsstörungen an operirten Thieren keine Abweichungen vom normalen Verhalten feststellen können.

B. Dem Ergebniss der vorigen Versuche entsprechend war das Verhalten der Thiere bei folgenden Operationen. Eine Beroë, die dauernd in Gleichgewichtsstellung am Boden blieb, wurde

durch einen queren Schnitt in zwei Hälften getheilt. Nach Ablauf des Erregungsstadiums war das Verhalten der unteren, d. h. den Mundpol enthaltenden Hälfte das gleiche wie das derjenigen Thiere, denen der Otholithenkörper zerstört war, auch rundete sich die Wundfläche nach einiger Zeit ab. Die obere, den Sinnespol führende Hälfte dagegen benahm sich durchaus wie eine unverletzte Beroë. Sie stand am Boden und kehrte, wenn sie hochgehoben und umgedreht wurde, stets ebenso prompt, wie vorher das ganze Thier, in diese Lage zurück. Nun wurde diese obere Hälfte durch einen zweiten Querschnitt wieder in zwei Stücke zerlegt, von denen das obere nur noch die ersten Anfänge der Rippen enthielt. Nach Ueberwindung des Erregungsstadiums zeigte wiederum das untere Stück (also das Mittelstück des ganzen Thieres) dasselbe Verhalten wie eine ganze Beroë ohne Otholithenkörper, das obere Stück (also der Sinnespol) dagegen stellte sich wieder in die Gleichgewichtsstellung am Boden ein und kehrte nach Umdrehung ebenso wie das unverletzte Thier wieder in dieselbe zurück, nur etwas langsamer, da zur Bewegung nur noch wenige Plättchen vorhanden waren.

C. Bei einer in der oberen Gleichgewichtsstellung an der Oberfläche hängenden Beroë wurden die vier Rippen der einen Seite an ihrer oberen Ursprungsstelle, wo sie sich an die Flimmerrinnen ansetzen, quer durchgeschnitten. Die Folge war, dass nach Verlauf eines kurzen Erregungsstadiums die Rippen der unverschrten Seite wieder zu schlagen begannen, während die durchschnittenen zunächst noch in Ruhe blieben. Dadurch drehte sich das Thier, das nach der Operation horizontal am Boden lag, erst in horizontaler Lage einige Secunden im Kreise herum, indem der Sinnespol nach der Seite der schlagenden Rippen voranging. Dann, als die unverletzte Seite bei horizontaler Lage nach unten kam, erhob es sich vom Boden, drehte sich mit aufwärts gerichtetem Mundpol in die senkrechte Lage und weiter ein Stück darüber hinaus, liess dann alle Rippen stillstehen und sank wieder zu Boden. Bald aber begannen einige der durchschnittenen Rippen wieder in Thätigkeit zu treten. Das Thier erhob sich wieder, aber machte jetzt ganz unregelmässig schwankende Bewegungen im Wasser, wie ein Thier ohne Otholithenkörper. Während der längeren Ruhepausen aber, die an den Plättchen der durchschnittenen Rippen eintraten, zeigte sich immer wieder die Neigung, sich

mit dem Sinnespol nach der Seite der unverletzten Rippen hinzudrehen, die aber immer wieder erlosch, sobald das Thier sich ein Stück über die senkrechte Lage hinausgedreht hatte. Infolge der Schwere des Sinnespols sank es dann bei Stillstand aller Plättchen ein Stück senkrecht in die Tiefe, bis die unverletzten Rippen wieder zu schlagen anfingen. Dadurch drehte es sich wieder ein Stück mit dem Sinnespol aufwärts, bis die Bewegnng wieder erlosch oder bis wieder einige der durchschnittenen Rippen zu schlagen anfingen und eine unregelmässige Schwimmbewegung erzeugten. Eine dauernde Gleichgewichtseinstellung kam nie zu Stande. Nach Verlauf von ca. 6 Stunden aber hing das Thier wieder in der normalen Gleichgewichtslage an der Oberfläche und reagirte auf Umdrehungen wie vor der Operation. Der Grund war in der Thatsache erkennbar, dass jetzt die Continuität der durchschnittenen Rippen wieder hergestellt, die Wunde nicht mehr zu sehen war. In Folge dessen war die Regulirung des Plättchenschlages dieser Rippen vom Sinnespol her wieder ermöglicht, und das Thier nahm seine gewohnte Gleichgewichtsstellung wieder ein. Continuitätstrennungen der Rippen werden, wie ich a. a. O. gezeigt habe, stets leicht und schnell ausgebessert.

In Folge der Durchschneidung der Rippen war also die Regulierung des Plättchenschlages auf dieser Seite aufgehoben, während sie auf der anderen noch bestand. Daher konnte keine dauernde Gleichgewichtseinstellung zu Stande kommen, sondern sobald die senkrechte Stellung erreicht war, musste, wenn die durchschnittenen Rippen gerade in Ruhe waren, ein Zwang bestehen, über die Senkrechte eine Strecke weit hinauszuschiessen. Waren dabei die durchschnittenen Rippen thätig, so musste in Folge der Unabhängigkeit ihres Schlages eine ganz unregelmässige Bewegung zu Stande kommen.

D. Um einem Einwande zuvorzukommen, der etwa gemacht werden könnte, dass nämlich bei der Methode des Aussaugens und Ausbrennens der Otolithenorgane auch Zerstörungen oder Verletzungen anderer Gewebetheile herbeigeführt werden, und dass in diesem Falle der Ausfall der Regulirung des Plättchenschlages möglicherweise durch Zerstörung dieser Gewebetheile bedingt sein könnte, stellte ich eine weitere Reihe von feineren operativen Versuchen an. Da das Otolithenorgan nach oben hin frei ist und nur nach unten mit dem Körpergewebe in Zusammenhang steht,

so musste es sich darum handeln, die Möglichkeit auszuschliessen, dass in den unterhalb des Otolithenorgans gelegenen Gewebetheilen der Sitz der bewegungsregulirenden Thätigkeit gelegen sei. Zu diesem Zweck wurde an einer Anzahl von Thieren, die sich dauernd in der unteren Gleichgewichtsstellung am Boden befanden und auf Umdrehen sicher reagirten, mit einer langen, an ihrer äussersten Spitze zu einem scharfen Häkchen umgebogenen Nadel von innen her durch den Magen das dicht unter dem Otolithenkörper gelegene Gewebe zerstört. Nachdem ein Erregungsstadium von 5—10 Minuten vorüber war, während dessen die Thiere in unregelmässigen Schwimmbahnen im Wasser umherschwammen, wurde die alte Gleichgewichtsstellung am Boden wieder eingenommen, und die Thiere reagirten auf Umdrehen in derselben exacten Weise wie unverletzte Thiere. Nun wurde bei verschiedenen der operirten Thiere eine noch grössere Zerstörung des unter dem Otolithenorgan gelegenen Gewebes ausgeführt und zwar von aussen her, indem am Sinnespol senkrecht zur Längsaxe des Körpers zwischen zwei Rippen eine an der Spitze mit einer scharfen Schneide versehene Nadel durch die Seitenwand gestochen und mit ihr das innen dicht unter dem Otolithen gelegene Gewebe durch einen langen und breiten Schnitt abgetrennt wurde. Der Erfolg blieb derselbe wie vorher: es trat ein Erregungsstadium von ca. 10—15 Minuten ein, und dann erfolgte wieder Gleichgewichtseinstellung. Um ganz sicher zu sein, wurde in einem Falle noch eine dritte Zerstörung in ausgiebigerem Umfange vorgenommen, bei der das ganze zwischen Otolithenkörper und Ende des Magens gelegene Gewebe in grossem Umkreise entfernt wurde. Der Erfolg war wieder derselbe wie vorher. Nach einem Erregungsstadium von 15 Minuten wurde wieder die alte Gleichgewichtsstellung eingenommen, und die Reactionen auf Umdrehungen traten ebenso exact ein wie vor den Operationen.

In einem anderen Fall wurde an einer 3 cm grossen Beroë, die sich ebenfalls in der unteren Gleichgewichtsstellung befand, von aussen her eine sehr ausgedehnte Zerstörung des ganzen unter dem Otolithenbläschen gelegenen Gewebes bis dicht an dasselbe hinan vorgenommen. Nach einem 15 Minuten langen Erregungsstadium blieb das Thier wieder in der unteren Gleichgewichtsstellung stehen und reagirte normal auf Umdrehungen. Nun wurde mit einer sehr feinen Hakennadel als Probeversuch vom Sinnespol her

allein nur der Otolith unter möglichster Schonung der umliegenden Theile zerstört. Der Erfolg dieser Operation war der, dass die Beroë sich ganz verhielt wie ein Thier, dem der Sinnespol abgeschnitten oder dem durch Ausbrennen das Otolithenorgan zerstört ist. Die Plättchen aller Rippen schlugen unregelmässig und machten zuerst grosse Pausen. Das Thier sank in Folge dessen zu Boden, blieb hier horizontal liegen, erhob sich von Zeit zu Zeit, schwamm dann ganz wie eine Beroë ohne Sinnespol in den unregelmässigsten Bahnen schwankend durchs Wasser, kurz, benahm sich vollständig wie die durch Ausbrennen ihres Otolithenorgans beraubten Individuen. Eine Gleichgewichtseinstellung erfolgte nicht mehr. Dieses Verhalten blieb auch bestehen, nachdem das Erregungsstadium von ca. 20 Minuten, das durch die Neigung zu Zuckungen der Körpermuskulatur charakterisirt ist, vorüber war. Auch am nächsten Tage war das Verhalten noch genau dasselbe. Niemals trat Gleichgewichtseinstellung ein. Erst am zweiten Tage Morgens fand ich das Thier in der alten Gleichgewichtsstellung am Boden, in die es auf Umdrehung stets wieder activ zurückkehrte. Der Grund für diese Erscheinung stellte sich bald heraus bei Untersuchung des Sinnespols. Schon mit blossem Auge war an der Stelle, wo der Otolithenkörper gesessen hatte, ein feines weisses Pünktchen eben wahrzunehmen, und unter dem Mikroskop liess sich dasselbe als ein winziger neugebildeter Otolith erkennen. Mit der Neubildung des Otolithen war also die Fähigkeit der Gleichgewichtseinstellung wieder zurückgekehrt.

Nach allen vorstehenden Versuchen dürfte wohl nunmehr kein Zweifel bestehen, dass das Otolithenorgan in der That eine regulatorische Bedeutung für die Gleichgewichtseinstellungen der Ctenophoren besitzt.

IV. Der Mechanismus der Gleichgewichtseinstellungen bei den Ctenophoren.

Nachdem bekannt ist, dass die Plättchenbewegung der Rippen bei den Ctenophoren die eigentliche active Locomotion vermittelt, dass vermöge der Thätigkeit der Plättchen active Gleichgewichtseinstellungen des Körpers in senkrechter Lage zu Stande kommen und dass diese Gleichgewichtseinstellungen vom Otolithenorgan regulirt werden, ist es bei der genauen Kenntniss der anatomischen

Verhältnisse nicht schwer, ein fast lückenloses Bild zu gewinnen von der Art und Weise, wie das Otolithenorgan die Locomotion beeinflusst und speciell das Zustandekommen der Gleichgewichtslagen bedingt.

Erinnert man sich, dass von jeder Anfhängefeder des Otolithen bis znm letzten Schwimmplättchen jeder Rippe eine ununterbrochene Reihe von Flimmerelementen besteht, dass die Fortleitung der Bewegung also lediglich durch Fortpflanzung von Flimmerbewegung zu Stande kommt, so ist es einleuchtend, dass für die ganze Entstehung, Auslösung, Uebertragnng und Regnlirung der Bewegnng ausschliesslich die Gesetze der Flimmerbewegung massgebend sein müssen. Nun ist es ein Hauptgesetz der Flimmerbewegung, dass unter normalen Verhältnissen kein Flimmerelement eine Bewegung ausführt, ohne dass das vorhergehende eine Bewegung ausgeführt hat. Der Ursprnng jeder Flimmerwelle, die über eine Reihe von Flimmerelementen hinwegläuft, ist also im ersten Element der ganzen Reihe gelegen, im speciellen Falle der Ctenophoren in jeder Anfhängefeder des Otolithen, und Ruhe oder Bewegung, also auch die Frequenz des Schlages jeder Feder wird in nnunterbrochener Folge den Plättchen der beiden Rippen des zugehörigen Quadranten mitgetheilt. Nun ist einerseits jedes Flimmerelement autonom in seiner Bewegung; die Autonomie wird nur im Verbande mit anderen Elementen, wie ich a. a. O.[1]) auseinandergesetzt habe, durch einen Wimperbasenmechanismus unterdrückt, in der Weise, dass sie nur bei dem ersten Element einer Reihe zum Ausdruck kommen kann. Andererseits ist jedes Element reizbar, und zwar bei den Ctenophoren in ganz hervorragender Weise durch Reize erregbar. Also wird die Thätigkeit des ersten Elements, der Aufhängefeder, resultiren aus seiner autonomen, d. h. spontanen nnd der durch Reize ausgelösten Bewegung.

Die autonome Thätigkeit eines Flimmerelements ist aber nicht dauernd eine gleichmässig rhythmische Bewegung. Die zwar vorwiegend rhythmische Thätigkeit wird vielmehr zeitweilig unterbrochen von spontanen Ruhepausen oder einzelnen Schlägen von wechselndem Tempo, wie das an der Infusorienflimmerzelle, be-

1) Verworn: „Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung". In Pflüger's Arch. Bd. XLVIII. 1890.

sonders an den langen Peristomwimperreihen der heterotrichen Ciliaten in ausgezeichneter Weise unter dem Mikroskop zu beobachten ist. Die Folge davon wird also sein, dass auch bei einem Thier, welches sich in ganz ungestörtem Zustande befindet, wo keine Aenderung in den Erregungsverhältnissen der Anfhängefedern eintritt, also z. B. bei dauernd senkrechter Stellnng, zeitweilig die Rippen eines oder aller Quadranten ruhen können, und dass beim Herumschwimmen die Rippen bald stark, bald schwach schlagen oder ganz ruhig sein können, so dass daraus unregelmässige Schwimmbewegungen resultiren, wie sie die mitten im Wasser schwimmenden Ctenophoren stets charakterisiren. In der Regel aber wird, wenn das Thier ganz ungestört ist, z. B. in dauernd senkrechter Ruhestellung, die Thätigkeit der Rippen eine vorwiegend rhythmische sein und zwar je nach dem Erregungszustande, in dem sich der ganze Körper befindet, eine schnellere oder langsamere nnd, besonders bei etwas stärkerem Erregungszustande auf allen vier Quadranten ungefähr die gleiche.

Nun wird die Thätigkeit der Flimmerorgane aber noch beeinflusst dnrch die infolge von Reizen eintretende Erregung. Wie bemerkt, sind grade die Flimmerelemente der Ctenophoren änsserst reizbar. Ich habe a. a. O. gezeigt, dass die blosse Berührung eines ruhenden Plättchens durch den Schlag eines anderen, das nicht mehr mit ihm in Gewebecontinuität steht, genügt, um eine Schlagbewegung an ihm auszulösen. So ist es leicht verständlich, dass der wechselnde Druck und Zug, den der Otolith auf die Federn ausübt, zwischen deren Enden er aufgehängt ist, auch eine wechselnde Erregung in den Federn hervorrufen muss, die sich in einer stärkeren oder schwächeren Thätigkeit oder in einer vollständigen Unterdrückung derselben änssern muss. Letzteres wird eintreten, wenn der Otolith die Feder in die extreme Lage zieht, in die sie bei der ersten Phase einer Schlagbewegung schnellt, so dass also die Federn keinen Schlag weiter ausführen können. Alsdann müssen auch die Plättchen der dazu gehörigen beiden Rippen in Ruhe sein. Bei den Plättchen der Rippen kann man diese passive Ruhestellung in der extremen Schwinglage mit einer feinen Lanzette leicht erzeugen (vergl. l. c. pag. 171). Die von oben kommenden Wellen machen alsdann hier Halt nnd pflanzen sich nicht weiter abwärts fort.

Angenommen nun, das Thier befände sich in einer Stellnng, in welcher der Otolith auf alle vier Federn gleichmässig einwirkt,

also in senkrechter Stellung, so werden, wenn nicht spontane Unregelmässigkeiten in der Bewegung der Federn eintreten, alle vier Federn und daher auch alle acht Rippen in gleichmässiger Weise schlagen, so dass das Thier in senkrechter Stellung geradlinig durch das Wasser schwimmt. Hängt es senkrecht mit aufwärts gerichtetem Mundpol an der Oberfläche des Wassers und wird es nun wie in den oben (pag. 18 u. ff.) beschriebenen Versuchen untergetaucht und etwa in die horizontale Lage umgedreht, so zieht der Otolith die jetzt nach oben gerichteten Federn in ihre extreme Schwinglage, so dass sie also keinen Schlag ausführen können, während er die unteren Federn in ihre Ruhelage zurückzieht, aus der sie, da sie nur mit ihren äussersten Spitzen am Otolithen befestigt sind, während die Impulse für ihre Bewegung von der Basis kommen, in die Schwinglage zu schnellen im Stande sind. So werden also die Rippen der aufwärts gerichteten Seite in Ruhe sein müssen, die der abwärts gerichteten in Thätigkeit. Dadurch muss sich das Thier mit dem Sinnespol in der Richtung nach der thätigen Seite drehen, so dass es sich wieder der senkrechten Stellung nähert. Nachdem es sich aber bis auf einen bestimmten Winkel der Senkrechten genähert hat, werden auch die oberen Federn allmählich wieder Spielraum gewinnen und auch anfangen zu schlagen. Dies geschieht bei einem Winkel von 45—35° wie oben gezeigt wurde. So muss das Thier wieder in die senkrechte Lage zurückkehren, in der dann die Wirkung des Otolithen auf alle vier Federn gleich ist, so dass das Thier in senkrechter Stellung wieder gradlinig an die Oberfläche steigt.

Es entsteht nun aber die Frage, wie das Zustandekommen und die Rückkehr in die untere Gleichgewichtsstellung am Boden mit abwärts gerichtetem Mundpol vorzustellen ist. Diese Bewegung muss auf einer gerade umgekehrten Wirkung des Otolithen auf die Federn beruhen, und eine solche ist nur möglich, wenn sich die Federn in einer anderen Lage befinden. Leider entziehen sich aber die Stellungen und Formveränderungen, welche die Federn unter dem Druck und Zug des Otolithen annehmen, vollständig der Beobachtung, da es nicht möglich ist, die Federn bei einem in oberer und unterer Gleichgewichtslage befindlichen Thiere und noch weniger bei einem in die Gleichgewichtslagen zurückkehrenden Thiere mikroskopisch zu verfolgen. Man ist also hier nur auf Vermuthungen angewiesen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass

die Federn sich nicht dauernd in derselben Stellung befinden, dass sie besonders bei Reiznng des Thieres durch die Contraction der Muskelfäden, die in nngemein grosser Anzahl und in complicirter Anordnung grade das Gewebe des Sinnespols durchziehen und durch ihre Contraction und Expansion das ganze Gewebe zu sichtbaren Verschiebungen bringen, ebenfalls in eine andere Stellung gebracht werden können, in welcher der Otolith durch seinen Druck und Zug die entgegengesetzte Wirkung, d. h. Verhinderung oder Gestattung des Schlages ausübt. Sicher ist in jedem Falle, dass die Verschiedenheit in der Thätigkeit der Rippen, durch welche die Einstellung in die Gleichgewichtslage bewirkt wird, nnr auf der verschiedenen Reizung, welche die Federn durch den wechselnden Druck und Zug des Otolithen erfahren, beruht.

Die Regulirung des Plättchenschlages, seine Thätigkeit oder Ruhe, geschieht also durch die active Bewegung der Aufhängefedern des Otolithen. Die Bewegung der Aufhängefedern aber selbst wird bei den verschiedenen Lagen, die das Thier einnimmt, in gesetzmässiger Weise beeinflusst durch den Reiz, welchen der Druck und Zug des Otolithen anf denselben ausübt.

VII. Schluss.

Die Engelmann'sche Vermuthnng, dass die Otolithenorgane der Ctenophoren als Gleichgewichtsorgane zu betrachten sind, dürfte mit den vorstehenden Versuchen ihre experimentelle Bestätigung gefunden haben. Es fragt sich aber, ob diese Function der Erhaltung des Körpergleichgewichts die einzige ist, oder ob das Organ zu gleicher Zeit noch akustische Functionen besitzt. Bereits Chun hat mehrfach Versuche gemacht, irgend eine Wirkung von akustischen Reizen auf die Ctenophoren aufznfinden, was ihm indessen nicht gelang. Ebensowenig gelang es mir, als ich die verschiedenartigsten und lautesten Töne und Geräusche anf die Ctenophoren einwirken liess. Besonders hatte ich meine Hoffnung anf die äusserst empfindliche, schon oft bei blosser Berührung des Wassers mittels eines Stäbchens zusammenzuckende Eucharis gesetzt, aber ebensowenig wie Chun habe ich jemals die geringste Reaction auf aknstische Reize wahrgenommen. Mir scheint demnach kein Zweifel zu sein, dass die Ctenophoren über-

haupt nicht durch akustische Reize erregt werden, dass also das Otolithenorgan auch keine akustische Function besitzen kann. Mir erscheint dies um so weniger zweifelhaft, als schlechterdings nicht einzusehen wäre, welchen Vortheil die akustische Erregbarkeit diesen Thieren gewähren könnte, denn es dürften unter den gewöhnlichen Lebensverhältnissen der Thiere wohl kaum irgend welche Töne oder Geräusche auf sie einwirken, deren Vermeidung oder Aufsuchung ihnen bei ihrer langsamen Bewegung von Nutzen sein könnte. Ich möchte daher vorschlagen, den bisher gebräuchlichen Namen „Otolith" und „Otocyste", der auf einer falschen Auffassung der Function dieser Organe beruht, gänzlich fallen zu lassen und statt seiner den Ausdruck „Statolith" und „Statocyste" einzuführen, welcher der Function der Gleichgewichtseinstellung der betreffenden Organe gerecht wird.

Es ist nunmehr an den Vertretern der verschiedensten Thiergruppen nachgewiesen worden, dass ihre sogenannten Otolithenorgane die physiologische Funktion von Gleichgewichtsorganen besitzen. Delage zeigte dies bereits für Mollusken und Arthropoden, Breuer und Loeb neuerdings wieder für Wirbelthiere. Diesen reihen sich jetzt auch noch die Coelenteraten an. Es dürfte daher schon eine an Gewissheit grenzende Wahrscheinlichkeit gewinnen, dass derartige Organe bei allen Thiergruppen, wo sie überhaupt vorkommen, die gleiche Function als Gleichgewichtsorgane besitzen, also als Statolithen und Statocysten aufzufassen sind. Die Uebertragung des Reizes, welcher die zur Gleichgewichtseinstellung des Körpers nöthigen Bewegungen auslöst, kann auf verschiedene Weise geschehen. Bei den meisten, wenn nicht allen Thieren, die ein Nervensystem besitzen, wird der vom Statolithen erzeugte Reiz durch sensible Nerven dem Centralorgan zugeführt und von hier durch Vermittelung motorischer Nerven den Locomotionsorganen übermittelt, wie bei den Mollusken, Arthropoden und Wirbelthieren. Bei den Ctenophoren ist die Uebertragung der Bewegung eine direkte. Der Statolith reizt durch Druck und Zug die motorischen Elemente selbst, deren erstes, die Feder, die Bewegung auf alle folgenden fortpflanzt. In dieser Hinsicht nehmen die Ctenophoren einen sehr niedrigen und einfachen Entwicklungsstandpunkt unter den Thieren ein.

Dass die Statolithenorgane in der Wirbelthierreihe mit den Gehörorganen in engem Connex stehen, möchte ich nicht aus einer

Differenzirung zweier verschiedener, ursprünglich von demselben Organ versehener Functionen herleiten, d. h. ich möchte nicht die Ansicht vertreten, dass die Gehörorgane sich aus den Statolithenorganen entwickelt haben. Mir scheint die räumliche Vereinigung von Statolithenapparat und Gehörorgan bei den Wirbelthieren vielmehr keine andere Bedeutung zu besitzen als z. B. die Vereinigung von Statolithenapparat mit anderen Sinnesorganen, wie mit Sehorgan und chemischen Sinnesorganen bei den Medusen.

Uebrigens möchte ich gleich der falschen Auffassung begegnen, in dem Statolithenorgan ein Organ für einen neuen Sinn, den Gleichgewichtssinn zu erblicken. Wenn man die Sinnesorgane nach der Reizqualität, für deren Uebermittelung sie angepasst sind, bestimmt, so ist das Statolithenorgan nichts weiter als ein besonders differenzirtes Organ für Uebertragung von Berührungsreizen, ebenso wie beispielsweise die sämmtlichen Endapparate der sensiblen Hautnerven des menschlichen Körpers, welche tactile Tast- und Druckempfindungen vermitteln.

Schliesslich muss ich noch auf einen Punkt näher eingehen, auf die Beziehungen zwischen Gleichgewicht und Geotropismus. Unter Geotropismus wird bekanntlich von den Botanikern die Eigenthümlichkeit der Pflanzen verstanden, gewisse Axen infolge der Schwerkraft in bestimmter Richtung zum Erdmittelpunkt activ einzustellen und in dieser Richtung zu wachsen oder sich zu bewegen, und zwar wird die Bewegung oder das Wachsthum in der Richtung zum Erdmittelpunkte hin als positiver, in entgegengesetzter Richtung als negativer Geotropismus bezeichnet. Loeb[1]) hat vor Kurzem auch die Eigenthümlichkeit vieler Thiere, in bestimmter Axeneinstellung zur Erdoberfläche sich zu bewegen, dem Begriffe des Geotropismus untergeordnet. Ich bin ebenfalls der Ansicht, dass es zweckmässig ist, die Begriffe Geotropismus, Heliotropismus, Chemotropismus, überhaupt alle jene Begriffe für die richtende Wirkung der Reize nicht blos auf Pflanzen und Protisten, sondern auf alle lebenden Mechanismen anzuwenden, aber ich möchte meinen Standpunkt gegenüber dem von Loeb etwas mehr praecisiren. Diese Begriffe sind in ihrer allgemeinen Form nur brauchbar, wenn sie einerseits nichts über die Art der psychi-

1) J. Loeb: „Ueber Geotropismus bei Thieren". In Pflüger's Arch. Bd. 49. 1891.

schen Vorgänge, die damit in den verschiedenen Fällen verbunden sind, aussagen, und andrerseits nichts über die Art und Weise, wie der auslösende Reiz, beim Geotropismus also die Schwerkraft, beim Heliotropismus das Licht, bis zu den Locomotionsorganen, welche die Axeneinstellung bedingen, fortgeleitet wird. Es soll in dem Begriff nur die Thatsache ausgedrückt sein, dass die betreffenden Reize durch Vermittelung irgend eines Mechanismus eine bestimmte Axeneinstellung bewirken. Dieser Mechanismus kann in den verschiedenen Fällen durchaus verschieden sein. Bei der Amoebe wirkt er direkt auf die Bewegung des Protoplasmas, bei der Ctenophore auf die Flimmerbewegungen der Rippen, bei den höheren Thieren indirekt durch Vermittelung der Sinnesorgane und des Nervensystems auf die Locomotionsorgane. Die Auffassung Loeb's, dass z. B. der Heliotropismus auch bei höheren Thieren immer unabhängig von Sehorgan und Nervensystem ist, liegt mir fern. Ebenso kann die Axeneinstellung in einem Falle vollkommen unbewusst, in einem andern mit einer sehr intensiven bewussten Empfindung oder überhaupt mit complicirter bewusster Ueberlegung verbunden sein. Der Begriff des Geotropismus, Heliotropismus, Thermotropismus, Chemotropismus, Thigmotropismus, Galvanotropismus etc. soll nichts weiter als den äusseren Erfolg des Reizes bezeichnen, der specielle Mechanismus und der psychische Akt dabei muss in jedem einzelnen Falle genau untersucht werden. In diesem Sinne halte ich es für zweckmässig, die genannten Begriffe auf alle Organismen anzuwenden. Wir haben dann in dem, was wir oben als Gleichgewichtseinstellung der Ctenophoren bezeichneten, eine Form des Geotropismus, und zwar in der oberen Gleichgewichtseinstellung an der Oberfläche einen negativen, in der unteren Gleichgewichtseinstellung am Boden einen positiven Geotropismus. Andere Thiere zeigen noch eine dritte Form, einen transversalen Geotropismus. Das Statolithenorgan ist ein Organ, das die geotropischen Einstellungen vermittelt.

Jena, physiologisches Institut, im September 1891.

FEB 2 1909
JUN 2
MAY 2 1912